

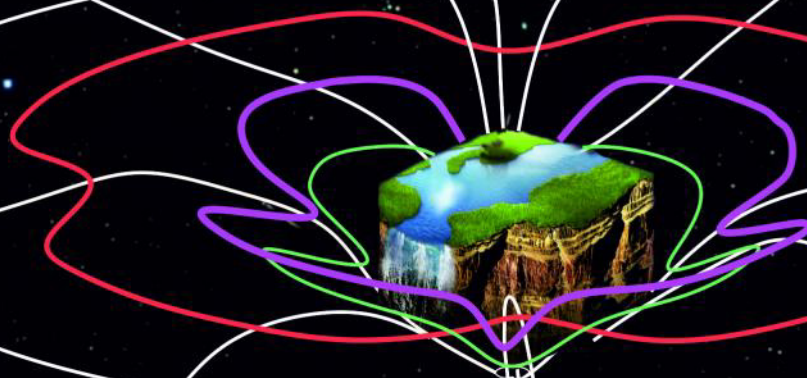
VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM



В.П. Пекин

**Жизненная форма,
симметрия и гравитация**



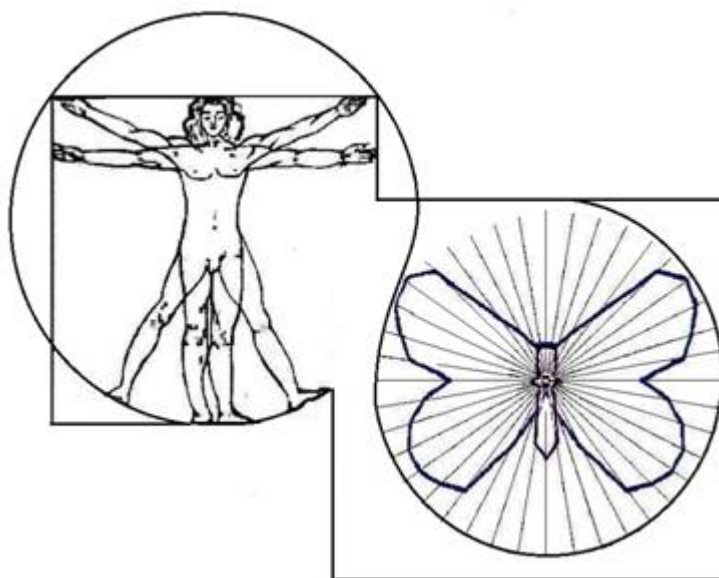
2018

ООО Научно-производственная фирма «Экоморфа»

В.П. Пекин

Жизненная форма, симметрия и гравитация

Монография



Челябинск, 2018

УДК 595.7

ББК 28.691.89

П24

Рецензенты:

*Б.В. Красуцкий, доктор биологических наук, профессор ЧелГУ;
А.В. Лагунов, кандидат биологических наук, заслуженный эколог России.*

Пекин, Валерий Петрович.

Жизненная форма, симметрия и гравитация : Монография / В. П. Пекин
- Челябинск : ИП. Мякотин И. В., 2018. – 374 с. : ил.
ISBN 987-5-904593-94-0

Агентство СІР Челябинской ОУНБ

В монографии обсуждается возможность описания и выделения жизненных форм организмов вне рамок какой-либо морфологической теории и геометрических представлений форм. Рассматриваются ограничения, накладываемые геометрическим подходом на описание и выделение жизненных форм, а также предлагается новый подход описания жизненных форм на основе понятия «динамическая форма». Жизненная форма рассматривается как экосистемный элемент, основная функция которого – осуществление вещественно-энергетического потока. Обсуждается системообразующее значения гравитационного фактора и связанной с ним динамической симметрии на уровне организменных и надорганизменных систем. Приводится универсальная модель движения организмов, позволяющая измерять параметры локомоторной волны организмов и выявлять ограничения возможного многообразия их форм. Разработан оригинальный метод эталонного сравнения форм, позволяющий снять таксономические, морфологические и онтогенетические ограничения при выделении и описании жизненных форм. Рассматривается возможность описания динамической структуры надорганизменных систем в единой метрической системе форм. Приведен обширный материал по экологии жуков кокцинеллид, полученный в результате лабораторных экспериментов и многолетних наблюдений в природе. Впервые разработана система динамических жизненных форм кокцинеллид.

Книга представляет интерес для биологов и экологов, интересующихся теоретическими и методологическими проблемами науки, специалистов, занимающихся проблемами экологии насекомых, а также для преподавателей и студентов соответствующих направлений и специальностей.

Введение

Eadem mutata resurgo

(измененная, я воскресаю той же самой).

Якоб Бернулли.

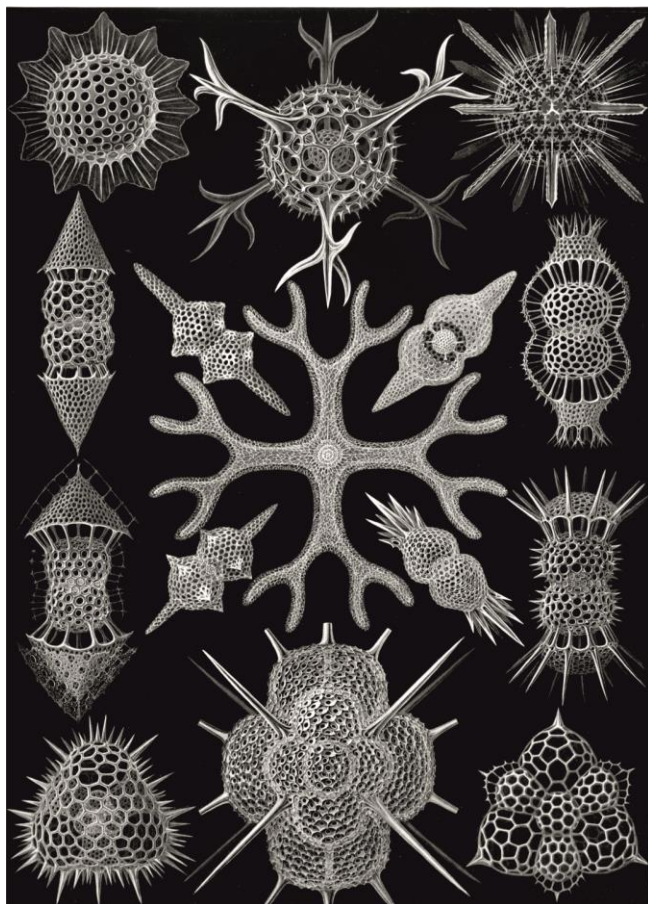


Рисунок 1 – Симметрия форм организмов
(по Haeckel, 1900)

Проблема определения понятия «жизненная форма» – одна из фундаментальных проблем общей экологии. Вероятно, проблема родилась одновременно с определением предмета экологии. Геккелевское определение дает прямое указание на адаптивную специфику формы организма: «Под экологией мы понимаем общую науку об отношениях организмов с окружающей средой, куда мы относим в широком смысле все «условия существования». Они частично органической, частично неорганической природы; но как те,

так и другие ... имеют весьма большое значение для форм организмов, так как они принуждают их приспособливаться к себе» (Haeckel, 1866). Будучи великолепным художником, Геккель в рисунках организмов отражал приспособительную специфику их форм через симметрию.

Всплеск интереса в биологии и экологии к рассмотрению форм организмов с позиции симметрии связан, прежде всего, с работами Л. Пастера и П. Кюри. Если Л. Пастер (1860) показал фундаментальность связи живого с

явлением симметрии, то П. Кюри (1966) сформулировал принципы связи симметрии форм с симметрией среды. Будучи физиком, П. Кюри через положения суперпозиции и сохранения симметрии в физических явлениях практически обосновал адаптивность симметрий форм.

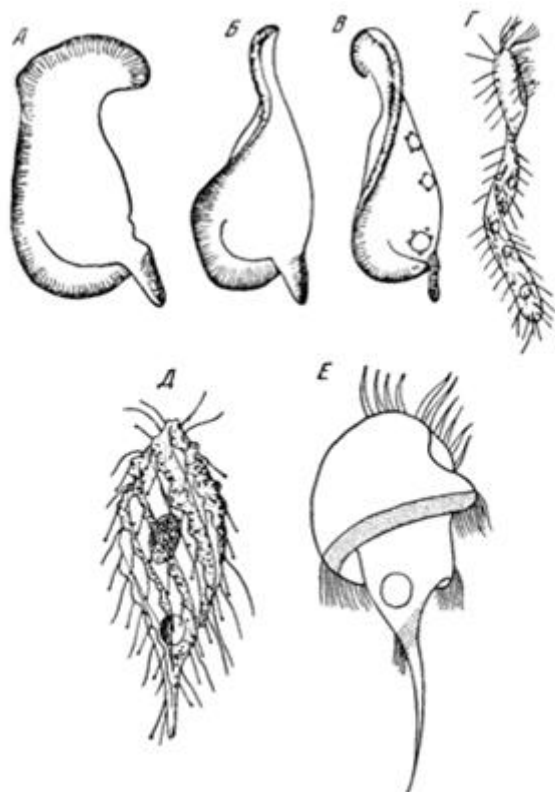


Рисунок 2 - Винтовая симметрия инфузорий
(по В.Н. Беклемишев, 1964)

Отражение с позиций симметрии приспособительной специфики форм организмов получило значительное развитие в работах В.Н. Беклемишева (1964, 1994). Современные представления о симметрии живых организмов получили оформление в виде отдельной области знаний – биосимметрии – благодаря, прежде всего, работам Ю.А. Урманцева (1965, 1973, 2006), а в последнее время – усилиям С.Н. Кирпотина (1999, 2005 а, б), Н.А. Заренкова (2005, 2007).

Несмотря на длительную историю развития теории симметрии и биосимметрии (Урманцев, 1973; Курченко, Шорина, 2013), полного понимания значения симметрии в развитии понятия «жизненная форма» до сих пор нет (Кирпотин, 1999; Заренков 2007). Связано это с тем, что понятие «жизненная форма», основоположником которого, по-видимому, можно считать Варминга (Warming, 1908), формировалось как понятие классификационное. Обычно жизненная форма представляется таксоном экологической классификации. Применение аппарата симметрии для изучения феномена жизненной формы, воспринимается современными исследователями не более, чем средство широкой формализации в биоморфологии для нужд экологической систематики (Заренков, 2007; Любарский, 2010). При этом биологическое значение законов, лежащих в

Актуальность проблемы определения понятия «жизненная форма», как общеэкологического понятия, в последние двадцать лет неуклонно возрастает в связи с продолжающейся экспансией экологии во все сферы деятельности человека. Развитие экосистемной парадигмы сделало несостоятельными попытки описания структуры экосистем в терминах биологической систематики (Любарский, 1996). Это в свою очередь, явилось мощным стимулом объективации понятия «жизненная форма» как элемента экосистемы (Несис, Нигматулин, 2003; Кирпотин, 2005 а, б).

Жизненная форма, как группа организмов, не обладает свойством элемента и, следовательно, не обладает динамической симметрией. Но при этом может обладать геометрической симметрией. Это вытекает из определения объект-системы в общей теории систем Ю.А. Урманцева (1973) (ОТС(У)), которая широко признана в отечественной биологии и экологии. Согласно ОТС(У) для каждого уровня организации систем свойственны свои симметрии. Собственные симметрии, как атрибуты сохранения, проявляются на каждом

структурном уровне систем отличающихся свойствами элементов и ведущим (управляющим) процессом, в котором эти элементы взаимодействуют. С другой стороны, определение системы в математических понятиях теории групп и рассмотрение симметрии в рамках методов комбинаторики и законов композиции согласно $OTS(Y)$, вступает в противоречие с представлениями о экосистеме как нечто большего, чем простая совокупность частей. Наличие в группе закона композиции не определяет возможность ее взаимодействия с окружающей средой как целого.

Жизненную форму организма, как элемент функционирующей системы, вероятно, бессмысленно формализовать тем же самым методом геометрических симметрий, что и узор на стекле, даже если получается узнаваемый результат. Геометрический подход к описанию форм не соответствует сути явления, определяемого как «жизненная форма», так как представляет форму вне системы взаимодействия, тогда как организм элементарен, термодинамически открыт и вне системы взаимодействия не мыслим (Беклмишев, 1994). Не геометрическая, но динамическая симметрия – основной атрибут длящегося взаимодействия организмов как открытых систем. Именно динамическая симметрия, как атрибут взаимодействия, рассматривалась П. Кюри при формулировке принципов сохранения симметрии в физических явлениях (Кюри, 1966). Именно динамическая симметрия рассматривалась Л. Пастером (1960) как отражение взаимодействия живого с окружающей средой. В соответствии с этим, можно предположить, что решение одной из проблем общей экологии, а именно – определение «жизненной формы», как элемента экосистемы, должно базироваться на основе выявления динамических симметрий, отражающих приспособительную специфику формы, на организменном и надорганизменном системных уровнях. Соответственно, решение проблемы не достижимо в рамках представлений о системе, имеющей групповую природу и в рамках таксономических и геометрических представлений формы.

Выявление динамических симметрий в системах организменного и надорганизменного уровня – основная цель данного исследования.

Основное условие проявления динамической симметрии, как симметрии взаимодействия целостных систем, – наличие инвариантного фактора взаимодействия. Инвариантный фактор – управляющий фактор, одинаково действующий на всех уровнях организации живого. Вероятно, единый управляющий или инвариантный фактор является основой существования динамической асимметрии, рождающей согласно принципам П. Кюри явление, обычно определяемое в биологии и экологии как жизненная форма организма. На наш взгляд, таким фактором является фактор гравитации (Пекин, 2003). На фоне стабильного действия гравитационного фактора протекала вся эволюция живого. В соответствии с этим именно гравитационный фактор запечатлен на всех уровнях функционирующих систем (Коржуев, 1971).

Вскрытие особенностей управляющего действия гравитационного фактора в функционирующих системах различного уровня и выявление связанных с ним динамических асимметрий – первая задача настоящего исследования.

Вторая задача, решаемая в работе, – определение жизненной формы как элемента экосистемы, функционирование которой во многом определяется гравитационным фактором. Мы прекрасно отдаем себе отчет в сложности данной задачи и далеки от иллюзии самой возможности ее окончательного решения. Тем не менее, без принятия какого-либо представления о природе элемента экосистемы невозможно даже приблизиться к выявлению динамических симметрий/асимметрий экосистемного уровня.

Насекомые являются не только удобным объектом изучения указанных проблем, но и важнейшим компонентом многих экосистем, знания о структуре и функционировании которых имеет большое практическое значение. Анализ имеющихся подходов выделения и классифицирования жизненных форм и обоснование динамического подхода в биоморфологии насекомых также явилось одной из задач данной работы.

В качестве основного объекта исследования в работе рассматривается небольшое с точки зрения видового разнообразия (около 2000 видов в Палеарктике (Mercl O., 1982) и 163 – в России), но имеющее широкую экологическую радиацию семейство жуков кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*). Предмет исследования требует достаточно глубокого изучения адаптивного комплекса организма к ряду экологических факторов. Экология и биология кокцинеллид обычно изучается, прежде всего, с позиции использования их как агентов биологического метода защиты растений (Hodek, 1966, 1973; Ferran A., Iperiti G., Kreiter S., et all., 1986). В связи с этим, уровень знаний по экологии видов различен (Mercl O., 1987). Для решения поставленных задач потребовалось проведение целого ряда оригинальных экспериментальных лабораторных и полевых исследований для частичного восполнения имеющихся пробелов. Несмотря на это, жуки-коровки только отчасти удовлетворяют запросы предмета исследования. Для изучения многообразия форм движения организмов в работе в качестве объектов рассматриваются различные жизненные формы.

Работа состоит из двух основных частей, выполненных в рамках редуccionно-морфологического и системного подходов. По замыслу автора совмещение в одном исследовании двух подходов должно объективировать комплекс противоречий, возникающих в науке как следствие проникновения системного (экологического) подхода в биологию. Системный подход порождает множество противоречий между ним и прежним элементаристским (редуccionным) подходом, в соответствии с которым, объяснение свойств и происходящих процессов макроуровня выводится из процессов, протекающих на микроуровне. Вероятно, существующие противоречия являются вариантами несоответствия целого и его частей, получаемых в рамках теорий редуccionной и системной парадигм. Конкретно эти противоречия проявляются в множественности теорий, классификаций, в несоответствии структур биоты, выделяемых в пределах указанных парадигм. В качестве узлового момента решения этих противоречий в работе показывается ограниченность

геометрического (пространственного) подхода к описанию форм живых организмов и вводится представление о динамической форме живого, как свойстве, рождаемом гравитационным взаимодействием функционирующей живой системы и планеты Земля.

Глава 1. Редукционистский и системный подход в биологии (природа биоморфо-таксономического несоответствия)

В основе построения классификаций биологических объектов обязательно выявление системы признаков, которые, по сути, являются особенностями морфологических частей. Поэтому морфологический метод является одним из основных методов изучения биоразнообразия (Беклемишев, 1994).

Познание сущности объекта (явления) – установление отношения, места объекта (явления) в ряду других объектов (явлений). Сравнение – основной акт познания. Для этого всегда необходимо множество или ряд объектов. Дискретность – это наиболее яркая особенность живого, поэтому перед взором ученого живое всегда предстает как ряд обособленных целостностей – организмов. Несмотря на многообразие проявлений организменной целостности, таких как унитарная или модулярная, и, несмотря на существование определенных сложностей в определении границ организма (Беклемишев, 1994), все же организм однозначно выделяется как системно-целостный объект. Именно целостность и дискретность организма задают две возможности его познания: а) рассмотрение организма как системы; б) рассмотрение организма как элемента системы.

Организм как система в морфологии, как правило, рассматривается вне контекста окружающей среды, при этом основная познавательная операция – сравнение организма с другими организмами. Для проведения подобного сравнения необходимо множество. Две целостности не могут быть между собой сопоставлены. Сравниваться могут только два множества, и только так мы можем установить степень сходства, что, по сути, и является целью сравнения.

В соответствии с этим исследователь вынужден представить целое как множество, т.е. «разобрать» организм на части. Правила «разборки» целого на части – и есть морфологическая теория, и вне конкретной морфологической теории части организма не существуют (Шмальгаузен, 1947; Беклемишев, 1994). Выявление части только в контексте определенной теории сегодня общепризнано (Любарский, 1992; Поздняков, 2008).

Возможность выявления различных частей целого в соответствии с многообразием морфологических взглядов не вызывает серьезных противоречий в рамках морфологии организма, т.к. правила «разборки» целого на части подразумевают и обратный процесс. По В.Н.Беклемишеву (1994) это т. н. архитектоника. Поэтому без труда можно перейти от одной морфологической теории к другой. Точкой соответствия всех морфологических теорий и взглядов является целостность и пространственно-временная определенность организма. В соответствии с этим в биологии сформировался круг дисциплин, не противоречащих друг другу в рамках морфологического метода: сравнительная анатомия, сравнительная физиология, сравнительная морфология, эволюционная морфология, экоморфология и биологическая систематика как обобщение данных морфологического метода.

В контексте морфологического подхода не вызывает смущения выбор признаков адаптивных и неадаптивных, апоморфных и плезиоморфных, признаков радикала и вне радикальных признаков. В рамках морфологического подхода возможно выделение α -архетипа, β -архетипа (Любарский, 1992). Кроме этого, на основе тех же рассуждений, вероятно, можно выделить и γ - или Δ -архетипы и построить соответствующие им классификации. Множественность и равноценность всех этих точек зрения на объект определяется как редукционизм (лат. *reduction* означает приводить обратно, возвращать, приводить в известное состояние (Реймерс, 1991 стр. 382)).

Таким образом, редукционизм обеспечивает взаимосвязанность и взаимодополнительность «... по меньшей мере четырех различных точек зрения: конструктивно-морфологической, физиологической, экологической и

исторической, каждая из этих точек зрения вполне законна необходима и незаменима.» (Белемишев, 1964, Т 1, стр.8).

В экологии редукционизм в полной мере нашел свое отражение в концепции экологической группы, согласно которой возможно вычленение одной или нескольких особенностей, взаимосвязей организма с окружающей средой. На этой основе возможно выделение множества (экологических групп) организмов по тому или иному отношению к фактору среды.

Рассмотрение организма как элемента системы – второй способ его познания, при котором основная познавательная операция – выявление принадлежности организма, к какой-либо надорганизменной системе и выявление его свойств по принципу – «скажи, кто твой друг – я скажу, кто ты». Т. е. система взаимосвязей и взаимодействий организма рассматривается как его свойства. В этом случае организм не может быть представлен в виде множества признаков: организм элементарен. В соответствии с этим морфологический метод перемещается на уровень надорганизменных систем. Например, на популяционно-видовом уровне выделяется половая, возрастная, пространственная, генетическая и др. структуры (Шварц, 1980) На уровне сообщества выделяется также множество структур. Например, Мазинг (1973) выделяет около 10 структурных показателей сообществ. Говорят также о «анатомии» и «физиологии» сообщества (Баканов 2000). Сегодня обычная практика – выделение экоморфологической, таксономической, экологической и популяционной структур надорганизменных систем (Левич, 1980).

Таким образом, морфологический метод применим и к надорганизменным системам. Однако морфолого-редукционный подход, распространенный на надорганизменные системы, не объясняет взаимосвязь и взаимодополнительность выделяемых структур. В результате возникает несоответствие морфо-экологической и таксономической структур сообществ (Шарова, 1981; Любарский, 1986). Имеет место несоответствие популяционно-видовой и экологической структур, когда сходная трофическая структура сообщества формируется на разной таксономической и популяционно-видовой

основе (Джиллер, 1988), а пространственно-временные характеристики популяций не совпадают с таковыми сообществ (Северцов, 1990).

Г.Ю. Любарский (1996) вводит принцип биоморфо-таксономического несоответствия, носящий фундаментальный характер. В качестве объяснения он указывает на наличие двух целостностей: организменной и биогеоценотической. А.А. Поздняков (2008) считает, что биоморфо-таксономическое несоответствие есть простое следствие разных аппаратов описания. Исходя из представлений К. Поппера (1983), существующая множественность подходов описания одного и того же явления есть результат различий объекта знания и объекта исследования. Отсюда, как следствие, многообразие аппаратов описания, множественность структур и их несоответствие (Поздняков, 2005, 2008). Исходя из этого, можно предположить, что биоморфо-таксономическое несоответствие является не фундаментальным, т. е. обусловленным природой таксона и биоморфы, а имеет гносеологические корни. Так, онтологический статус и уровень структурной целостности таксона, биоморфы и биоценоза может быть различен. Поэтому в рамках редукционно-морфологического метода получить целостную картину биоразнообразия невозможно.

С позиции системного подхода свойства организма определяются системой, элементом которой он является. В соответствии с этим, все те сведения, которые были получены при его изучении как системы, т.е. его морфология, анатомия, физиология, и др. могут оказаться бесполезными для выявления его элементарных свойств. Редукционный подход, позволяющий перейти от одной группы признаков к другой (зная правила «членения», т.е. варианты морфологической теории), не позволяет перейти от группы признаков организма к его свойствам как части сообщества. Именно это порождает экоморфологию с ее попытками рассмотрения организма как морфологического отражения среды его обитания. Соответственно, как и любая другая наука экоморфология порождает и собственный понятийный аппарат (Алеев, 1980). Центральное понятие экоморфологии – экоморфа (жизненная

форма) – может получить право на свое существование только в случае реальности экоморфологического феномена как элемента экосистемы. Решение проблем онтологической структуры биоты, в любом случае, должно решаться через выяснение онтологического статуса структурных элементов. Если онтологический статус таксонов находится в поле зрения систематики и обсуждается (Павлинов, 1992; 2009; Поздняков, 2007; Павлинов, Любарский, 2011), то экоморфа (жизненная форма), на наш взгляд, до сих пор не получила должного анализа с позиции общей теории познания и системного анализа. Такой анализ необходим для обоснования понятия. В соответствии с этим представляется актуальным обратиться к вопросам исторического развития и современного состояния понятия «жизненная форма».

1.1. Краткий обзор развития понятия жизненной формы в энтомологии

Литература по проблеме жизненных форм чрезвычайно обширна. Историческое развитие данной проблемы обсуждалось многократно (Криволицкий, 1967, 1971; Правдин, 1971; Серебрякова, 1972; Шарова, 1973, 1987). Довольно обстоятельные литературные обзоры по развитию понятия "жизненная форма" в биологии, по основным принципам классификации и типам систем жизненных форм приводятся в работах И.Х. Шаровой (1981) и А.Ю. Алеева (1980). В конце 80-х годов интерес биологов к проблеме жизненных форм возрос в связи с развитием экологии и связанного с ней широкого распространения в науке системного подхода. В это время возникла потребность анализа, концепции жизненной формы (Алеев, 1986; Шарова, 1986, 1987). Именно этими авторами даны первые определения жизненной формы как общебиологического явления. За период более двадцати лет понятие «жизненная форма» стало одним из центральных понятий экологии; вместе с этим единого мнения в определении сущности данного явления нет до сих пор.

В настоящем кратком литературном обзоре по проблеме жизненных форм мы преследуем цель: во-первых, охарактеризовать основные подходы и современный взгляд энтомологов на проблему жизненной

формы; во-вторых, понять причину множественного толкования природы жизненной формы. Для этого мы выделим группы концепций жизненной формы в энтомологии в соответствии с классификацией концепций приведенной Ю.Г. Алеевым (1986) для биологии в целом, и проанализируем существующие взгляды на явление жизненной формы с позиций теоретико-множественного и теоретико-системного подходов.

Традиционно мнение, что жизненная форма – единица экологической классификации (Тихомирова, 1973; Мордкович, 1977; Шарова, Свешников, 1988). От принятой концепции жизненной формы зависит не только принцип построения системы (классификации), но и ее тип. В зависимости от преимущественного использования в системе морфологического или экологического критериев известны морфологические, экологические и морфо-экологические типы классификаций жизненных форм (Шарова, 1981). Выделяемые типы систем (классификаций) жизненных форм отражают основные направления в развитии учения о жизненных формах в зоологии (Шарова, 1986).

Ю.Г. Алеев (1986) все многообразие концепций жизненных форм, известных в биологии, сводит в шесть групп, из которых в энтомологии в явном виде представлены три группы концепций.

Суть **первой группы концепций** заключается в выделении жизненных форм по экологическим критериям, таким как ярус обитания, отношение к гидротермическому фактору, по трофической специализации и т. д. Как указывает Ю.Г. Алеев (1980, 1986), эта группа концепций начинается с определения Фридерикса (1930), относящего к одной жизненной форме живые существа, которые живут в сходных местообитаниях и ведут сходный образ жизни. Типичными примерами практической реализации данной концепции в энтомологии служат работы А.М. Герасимова (1952) (выделяет биологические типы гусениц по образу жизни), Г.А. Мазохина-Поршнякова (1952) (экологическая типизация имаго *Rhopaloscera* по отношению к пище, свету, влажности и температуре), а также другие работы (таблица 1).

Вторая группа концепций тесно связана с первой и объединяет ряд определений жизненной формы, понимаемой как эколого-морфологический тип организма. Если в первой концептуальной группе жизненные формы выделяются по отношению организма к совокупности внешних факторов среды, то во второй группе жизненные формы выделяются по тому же отношению организма к среде, но выраженного в морфологии тела. Данное концептуальное направление в энтомологии берет начало от первой в зоологии концепции жизненной формы Д.Н. Кошкарлова (1933), подчеркивающей отражение основных черт местообитания в морфо-экологическом типе животного. Данная концепция была воспринята многими энтомологами и получила значительное дальнейшее развитие в работах И.В. Стебаева (1969, 1970, 1981), С.К. Стебаевой (1970), а также в работах других энтомологов (таблица 1).

В **третьей группе концепций** понятие жизненной формы приравнивается к таксонам в систематике. Эта точка зрения, отстаиваемая А.А. Парамоновым (1945) и Н.П. Наумовым (1955), в энтомологии в явном виде не получила широкого распространения. Однако тенденция проводить экологическую классификацию насекомых путем экологической характеристики систематических таксонов имеет место. Яркий пример – работа А.Л. Тихомировой (1973), где автор отстаивает идею С.А. Северцова (1937) о совпадении экологической классификации с филогенетической. Широко известны примеры совпадения экологической классификации с таксономической. В качестве примеров можно привести работы Р.Д. Жантиева (1965) по жукам-кожеедам и Л.Н. Притыкиной (1965) – по личинкам стрекоз.

Другим вариантом данного концептуального направления является широчайшая практика описания структуры энтомоценозов параллельно в таксономических и экологических терминах (Покивайло, 2008а, 2008б; Антонов, Плешанов, 2008; Шаврин, 2009). В этом случае приводится таксономическая структура энтомоценоза, и виды объединяются в экологические группы, выделяемые по разным основаниям. По сути дела,

дается экологическая характеристика таксонам в рамках выделенного энтомоценоза, при этом термины, созвучные с термином «жизненная форма», могут и не употребляться, но суть функциональной (биоморфологической) интерпретации таксонов остается.

Достаточно полный анализ перечисленных концептуальных направлений в развитии представлений о жизненной форме дан в работах Ю.Г. Алеева (1980, 1986) и И.Х. Шаровой (1986, 1987). Наша задача – охарактеризовать основные подходы и современный взгляд энтомологов на проблему жизненной формы и разработку классификации. С этой целью в таблице 1 в хронологической последовательности приведена часть наиболее часто цитируемых в энтомологической литературе работ, указан используемый авторами термин и определение жизненной формы, а также приведены критерии, используемые для выделения жизненных форм и построения экологической классификации.

Таблица 1

Основные подходы к построению систем жизненных форм насекомых

Автор и изучаемая группа	Используемый термин и определение	Используемые критерии для выделения жизненных форм и построения экологической системы
Первая группа концепций , где выделение жизненных форм ведется по типам местообитания		
1	2	3
Мордвилко, 1901 тли	—	Группирует тлей по местообитанию под листьями, на стеблях, листьях и цветочных частях травянистых растений
Арнольди, 1937 муравьи	—	Способ питания, характер гнездования
Герасимов, 1952 чешуекрылые	Биологический тип гусениц	Биологические типы гусениц выделяются по образу жизни: а) свободноживущие; б) скрытоживущие.
Мазохин-Поршняков, 1952 чешуекрылые	Экологический тип	Отношение дневных чешуекрылых к пище, свету, влажности и температуре
Рафес, 1959 насекомые	Жизненная форма	Выделяет жизненные формы по гидротермическому фактору, типу питания, ярусам (горизонтам) добывания корма
Кривошеина, 1959 двукрылые	Морфо-экологический тип	По способу питания, передвижения и внешней морфологии (приводит морфологическую характеристику выделенных по экологическим критериям групп)

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Нарзикулов, 1962 тли	Жизненная форма	По ярусам добывания пищи
Нарзикулов, 1970 тли	исторически в процессе приспособления к определенным условиям питания под общим влиянием почвенно-климатических условий и биотопических окружений, независимо от систематико-филогенетических и генетических отношений составляющих их компонентов	По типу местообитания, влажности и температуре; иерархия системы определяется иерархией местообитания
Нарзикулов, 1970 тли		По типу местообитания, влажности и температуре; иерархия системы определяется иерархией местообитания
Медведев, 1970 чернотелки	Эколого-морфологический тип	Специфика жизненного цикла, стадия и характер укрытия, тип питания, тип суточной активности, особенности передвижения. Выделенным группам дается морфологическая характеристика
Лер, 1973 ктыри	Жизненная форма	По местообитаниям, ярусам добывания пищи
Вторая группа концепций , где выделение жизненных форм идет по адаптивной морфологии, связанной с особенностями питания и движения		
Шарова, 1960 жужелицы	Морфо-экологический тип	Выделение морфо-экологических типов по морфоадаптациям, связанным с особенностями питания, движения и вертикального расположения в почве
Притыкина, 1965 стрекозы	Морфо-экологическая группа	По особенностям строения тела, связанным со способом передвижения, типом водоема и особенностями питания
Криволуцкий, 1965 орибатиды	Эколого-морфологический тип	По приспособлениям, характеризующим тип передвижения в субстрате, по типам субстрата
Потоцкая, 1966 стафилиниды	Морфо-экологический тип	То же, что и Шарова (1960)
Стебаева, 1970 ногохвостки	Жизненная форма	По морфологии, отражающей приспособления к обитанию в разных горизонтах почвы (степень развитости глаз и органов передвижения)
Стебаев, 1970 саранчовые	Жизненная форма	По морфометрическим параметрам, отражающим характер контакта насекомого с субстратом (степень приплюснутости), особенности передвижения по субстрату и особенности полета

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Черняховский, 1968 а, б, 1970 саранчовые	Жизненная форма	Сравнительно морфологический анализ жизненных форм по типу питания, структуре кутикулы, яйцеклада
Шарова, Потоцкая, 1972 Жужелицы, стафилиниды	Морфо-экологический тип	То же, что и Шарова (1960), Потоцкая (1966)
Шарова, 1974 жужелицы	Жизненная форма	В системе жизненных форм используется морфометрические параметры: форма тела, типы мандибул, ног, размеры и форма органов чувств. Соподчиненные категории жизненных форм выделяются по морфологическим признакам, отражающим приспособления к типу питания, обитанию в определенном ярусе
Стебаев, Никитина, 1975 а, б; 1976 саранчевые	Жизненная форма	Выделение поведенческих аспектов жизненных форм, выделение жизненных форм как у Стебаева (1970)
Копанева и др, 1976 саранчовые	Жизненная форма – это группа организмов, занимающих сходные экологические ниши и обладающих комплексом морфофункциональных адаптивных признаков, возникших в процессе эволюции и определяющих их сходный габитус, гармонирующий со средой	Морфометрические параметры, отражающие характер контакта насекомого со средой (то же, что и Стебаев (1970))
Мордкович, 1977 чернотелки	Жизненная форма – группа организмов, обладающая однотипными специфическими приспособлениями, которые возникают зависимо или независимо у представителей разных систематических групп	Система габитусов чернотелок строится на морфометрических параметрах, описывающих форму тела; иерархия системы определяется иерархией степеней сходств основных пропорций тела
Горохов, 1979 сверчковые	Жизненная форма	То же, что и Стебаев (1970)
Стебаев, Омельченко, 1981 саранчовые	Жизненная форма	То же, что и Стебаев (1970)

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Шарова, 1981 жужелицы	Жизненная форма – совокупность организмов, занимающих общую экологическую нишу, с комплексом сходных морфо-экологических признаков, возникающих в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора	Иерархия системы жизненных форм определяется степенью экологической и эволюционной значимости морфоадаптаций
Козлов, 1983, 1986 ручейники	Жизненная форма – это морфо-экологическая категория, включающая организмы по комплексу сходных морфо-экологических, физиологических и поведенческих адаптаций, развивающихся параллельно и конвергентно	Принцип классифицирования жизненных форм тот же, что и у Шаровой (1981)
Черняховский, 1986	Жизненная форма	Весовые характеристики представителей жизненных форм, сами жизненные формы выделяются, как у Стебаева (1970)
Макаров, Егоров, 1986 жужелицы	Жизненная форма	По морфометрическим параметрам, описывающим форму тела
Гусева, Литвинова, Крицкая, 1986 саранчовые	Жизненная форма	То же, что и Стебаев (1970)
Шарова, 1986 насекомые	Жизненная форма – это морфо-экологическая организация группы организмов на любой фазе индивидуального развития, независимая от степени родства, отражающая характерные черты их образа жизни и возникшая под влиянием сходных факторов отбора	–
Медведев, 1986 листоеды	Жизненная форма	То же, что и Шарова (1981)
Ковригин, 1986 сетчатокрылые	Жизненная форма	То же, что и Шарова (1981)
Каплин, 1986 цикадовые	Жизненная форма	Экологическую типизацию ведет на основе степени развития прыгательных способностей, особенности строения органов зрения, яйцеклада

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Богач, 1989 стафилиниды	Жизненная форма	То же, что и Шарова (1981)
Макаров, 1989 жужелицы	Жизненная форма	То же, что и Шарова (1981)
Харченко, Свешников, и др. 1989, строящие личинки насекомых,	Жизненная форма	Используется принцип построения иерархии тот же, что и у Шаровой (1981)
Zetto Brandmayr T., Giglio A., Marano I., Brandmaer P. 1998 (по Шарова, Макаров, 2012)	Морфоадаптивный тип	Безранговая классификация экологических групп личинок жужелиц, выделяемых по трофической специализации и по способу движения
Шарова, Макаров 2012	Жизненная форма	То же, что и Шарова (1981) с изменениями, дополнениями, не затрагивающими общий подход построения классификации жизненных форм
Третья группа концепций , где жизненная форма отождествляется с видом или его экологической характеристикой		
Жантиев, 1965	–	По трофике
Тихомирова, 1973	–	Экологическая характеристика систематических групп жуков на основе адаптивной морфологии, трофической специализации и термогигропреферентного поведения
Кадыров, Якубова, Дадабаев, 2014	Жизненная форма	Вид причисляется к жизненной форме, выделенной по местообитанию и трофике.

Такое многообразие подходов к построению системы жизненных форм и трактовки самого понятия «жизненная форма» – результат своеобразного теоретического тупика, возникшего еще в 50-х годах прошлого века, вследствие различий в методологических подходах, специфики объектов исследований, а также в различии целей авторов (Копанева и др., 1976).

Первые определения жизненной формы, как общебиологического понятия, были даны именно в энтомологии И.Х. Шаровой (1973, 1981, 1986) и подробно проанализированы Ю.Г. Алеевым (1980, 1986). Как видно из таблицы 1, в энтомологии в проблеме жизненных форм подавляющее большинство авторов разделяет точку зрения И.Х. Шаровой (1973, 1981), согласно которой жизненная форма – "...совокупность организмов, занимающих общую экологическую нишу, с комплексом сходных морфо-экологических признаков,

возникающих в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора. ... указание на то, что жизненная форма должна обладать комплексом морфологических признаков, исключает объединение форм с различным планом строения и уровнем организации." (Шарова, 1981 с. 23-24).

Следствием такой концепции жизненной формы явилось построение системы жизненных форм по эволюционно-экологическому принципу, предложенному И.Г. Серебряковым (1962) для растений и примененному впервые в энтомологии И.Х. Шаровой (1973,1981) для построения системы жизненных форм жужелиц. Основная идея построения иерархической эволюционно-экологической системы жизненных форм – в расположении соподчиненных категорий по степени эволюционно-экологического значения морфоадаптивных признаков, а критерием этого служит степень развития и специализации комплекса признаков (Шарова, 1981). Такой подход к проблеме жизненных форм и построению их системы был принят подавляющим большинством энтомологов, прежде всего, благодаря ясному общему теоретическому фундаменту, который отсутствовал в энтомологии до известных работ И.Х. Шаровой. Однако, несмотря на широкое привлечение для построения системы жизненных форм параметров морфо-экологического порядка, данная концепция приводит к отождествлению понятий жизненной формы и экологической группы.

В последних модификациях системы жизненных форм личинок *Carabidae* мировой фауны принципы построения системы не изменились (Шарова, Макаров, 2012). Аналогичная ситуация отождествления жизненных форм с экологическими группами имеет место и в ботанике (Кирпотин, 1999; Злобин, 2012).

Выделение экологических групп – наиболее широко распространенный способ заведомо искусственной структуризации многообразия организмов по их отношению к тому или иному экологическому фактору, или типу биотопа, или ярусу обитания, или по каким-либо другим особенностям среды обитания.

При внимательном изучении принципов классификации жизненных форм жужелиц по И.Х. Шаровой (1981), по И.Х. Шаровой и К.В. Макарову (2012) можно видеть, что данная классификация фактически – система экологических групп. Так, выделение высших категорий жизненных форм жужелиц по морфо-экологическим особенностям, связанным с питанием, и придание трофической специализации наибольшего эволюционного значения по сравнению с другими адаптациями, продиктовано связью типа питания с ярусным распределением жуков в биогеоценозе. Причина перенесения центра тяжести в классификации жизненных форм на ярус обитания, ярус добывания пищи, а далее на трофическую специализацию кроется в понимании жизненной формы, как совокупности организмов, занимающих общую экологическую нишу.

Отождествление жизненной формы и экологической группы особенно ярко проявилось при современном развитии системы жизненных форм личинок жужелиц (Шарова, Макаров, 2012), первый вариант которой был предложен более тридцати лет назад (Шарова, 1981). В частности, названия жизненных форм имаго и личинок совпадают. «Сходство в названиях жизненных форм личинок и имаго не обозначают их морфологического подобия, т.к. однотипные приспособления (например, к лазанию по растениям, рытью почвы и пр.) проявляются у имаго и личинок независимо» (Шарова, Макаров 2012, с. 232). Таким образом, получается, что класс Зоофаги, подкласс Стратогеообионты есть в системе жизненных форм, и имаго, и личинок жужелиц т.к. они выделены по трофической специализации и ярусу обитания. Но более того, жизненная форма – Стратогеообионт – выделяется и среди имаго жуков стафилинов (*Coleoptera, Staphylinidae*) (Кадыров, и др. 2014). При этом в адаптивной морфологии имаго жужелиц, имаго стафилинов, личинок жужелиц, относящихся к стратогеообионтам, нет ничего общего. Получается, что выделенная таким образом жизненная форма есть не что иное, как описание морфологии экологической группы организмов, которая первоначально выделена по приспособлению к обитанию в определенном биотопе или по трофике и т. д..

Данный подход кажется странным, так как эфармоническое направление в целом и в частности, классифицирование по ярусам обитания или типам биотопов подвергались справедливой критике не только в работах Д.А. Криволицкого (1967, 1971), А.Л. Тихомировой (1973), М.Н. Нарзикулова (1970) и Ф.Н. Правдина (1971), но и самой И.Х. Шаровой (1973, 1981, 1986).

Отказ от эфармонического направления, где классифицирование жизненных форм велось по параметрам, тесно связанным с физиологией (тип питания, отношение к влажности и т. п.), и интенсивное развитие эколого-морфологического направления на основании концепции жизненной формы, развиваемой И.Х. Шаровой и К.В. Макаровым, не привели к принципиальным изменениям классификационных критериев (таблица 1). Если раньше экологические группы выделялись по типу питания (Рафесс, 1959), то в эколого-морфологических системах первоначально выделяются морфологические адаптации, связанные с типом питания, а уже на основе этих морфо-экологических адаптаций ведется классифицирование (Шарова, 1981; Шарова, Макаров, 2012). Это характерно для многих морфо-экологических систем жизненных форм насекомых (Стебаев, 1970, 1971, 1981; Стебаева, 1970; Копанева, 1976; Горохов, 1979, и др.). На наш взгляд, при этом наблюдается типичный случай замены одной системы признаков на другую, но изменение классификационных критериев, отражающих экологические особенности насекомых, не происходит.

Невозможность принятия концепции И.Х. Шаровой ясно показана Ю.Г. Алеевым (1986). Автор указывает на то, «что определение Шаровой (1981) фактически сводит понятие жизненной формы к понятию экологической ниши, дополнительно сужая его рамками конкретного плана строения и уровня организации бионтов...», и «... как общебиологическое понятие жизненная форма была определена И.Х. Шаровой (1973, 1981) на основе понятия экологической ниши, что представляется логически не обоснованным, поскольку, согласно первоописаниям, жизненная форма (Warming, 1908) и

экологическая ниша (Elton, 1927) по своей сути и назначению принципиально различны ...» (Алеев, 1986, с. 21–22).

В этой же работе Ю.Г. Алеев трактует жизненную форму как целостную систему взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющую общую конструкцию тела организма, и дает новые принципы построения системы жизненных форм. Новую концепцию впоследствии разделяет и И.Х. Шарова (1986). Основные положения этой концепции мы рассмотрим далее, но здесь заметим, что произошедшие изменения во взглядах на данную проблему не нашли должного отклика в энтомологической литературе, примером чему могут служить классификации жизненных форм, построенные О.Л. Крыжановским (1989) для карапузиков, Л.Н. Медведевым (1986) – для листоедов, К.В. Макаровым (1989) – для жужелиц, И. Х Шаровой и К.В. Макаровым (2012) – для личинок жужелиц, В.А. Кащеевым (1999) – для стафилинид. Структура населения насекомых в современной литературе продолжает описываться путем экологической характеристики таксономической структуры (Паномарев, Малков, Дубатолов и др., 2008) или используются по сути эформонические классификации жизненных форм (Абдурахманов, Бутаева, 2010; Романкина, Шарова 2011; Рогатных, Куберская, 2015 и др.).

Несмотря на многообразие критериев выделения жизненных форм в энтомологии, большинство авторов указывает на значимость трофо-динамических свойств насекомых. Так, классификации жизненных форм насекомых на протяжении ста лет строятся на основе трофических адаптаций или с учетом локомоторных структур и определяемым ими ярусом обитания и способом добывания пищи. Это определенно видно из таблицы 1.

Существенным моментом, на котором нам хочется заострить внимание является то, что, несмотря на важность трофо-динамических адаптаций, практическое выделение жизненных форм всегда ведется с учетом габитуальных черт организма (Мордкович, 1977; Лагунов, 2003). Для обоснования габитуальной специфики жизненных форм авторы, как правило,

доказывают трофо-динамическую обусловленность внешнего облика животного путем определения соответствий формы тела организма и особенностей его локомоции и яруса обитания (Шарова, 1981; Алеев, 1986; Пекин, 1992; Любарский, 1994; Пекин, Чичков, 2002). При этом изучение динамических свойств организмов, как правило, не проводилось, или ограничивалось изучением миграционных возможностей и биомеханики движения отдельных организмов, без какой-либо биогеоценотической интерпретации полученных данных (Алеев, 1973, 1974, 1986). Как правило, связь трофо-динамических адаптаций с формой организма устанавливается на качественной основе, что на наш взгляд является следствием геометрического понимания формы, т.к. геометрическая форма рассматривается вне контекста окружающей среды и поэтому не имеет динамических свойств. Следствием этого является своеобразный «разрыв» между формой организма, и его физиологическими и экологическими особенностями, о котором говорил еще Е. Варминг: «Чисто физиогномическая система лишена всякого научного значения: она приобретает его лишь тогда, когда эта физиогномия будет обоснована физиологически и ойкологически» (Warming, 1908). По сути, речь идет о принципе мультифункциональности или частичном соответствии между формой и функцией. Данный принцип фундаментален, и большинством авторов его природа не рассматривается. Обычно, констатируются факты мультифункциональности структур или множественного обеспечения функций как на уровне организмов (Стебаев, Никитина, 1976; Гродницкий, 2000), так и на уровне экосистем (Гиляров, 1998; Баканов, 2000). Несмотря на это, функциональная морфология на протяжении всей истории своего существования показывает, что в основе функции всегда лежит форма. В связи с этим большинство известных определений жизненной формы подчеркивает ее морфоадаптивную сущность, из чего вытекает, что классифицирование и выделение жизненных форм должно проводиться на морфоадаптивной основе.

Наиболее последовательно данное положение отстаивал в своих работах Ю.Г. Алеев (1980, 1984, 1986). Так, анализируя жизненные формы,

представленные различными таксономическими группами, и внутривидовые жизненные формы, он отвергает возможность использование биохимических и физиологических критериев для выделения жизненных форм. По мнению этого автора, для конвергирования физиолого-биохимических адаптаций нет достаточных экологических стимулов, и эти элементы адаптационной системы организма таксоноспецифичны (Алеев, 1986).

К такому выводу Ю.Г. Алеев приходит на основании фактов, показывающих, что у организмов, демонстрирующих глубокое конвергентное сходство, отраженное во внешней морфологии, обычно не наблюдается столь же глубокой конвергенции физиологической или биохимической сторон организации. Однако можно привести ряд примеров, когда глубокая конвергенция поведенческих, физиологических и биохимических параметров не сопровождается явлением конвергенции во внешней морфологии.

Так, известно, что в процессе domestikации самых различных групп животных возникают физиологические преобразования конвергентного характера, в частности, утрата регулируемых естественным фотопериодом сезонных репродуктивных ритмов. Предполагают, что при domestikации гормональные и нейрoхимические регуляционные механизмы реорганизуются в одном направлении (Беляев, Трут, 1989). Широко известен пример морфофизиологической конвергенции – возникновение трахейной системы у насекомых и пауков. В данном случае решение сходной физиологической задачи не сопровождается конвергентным сходством внешней морфологии. Однако возможны варианты, когда конвергентно возникшее сходство габитусов совпадает с конвергентно возникшим сходством поведения, например, дарвиновские вьюрки. В тоже время, явно конвергентно возникший поведенческий акт такой, как «затаивание» характерен для подавляющего большинства животных.

Причину отсутствия достаточного стимула к физиолого-биохимическому конвергированию Ю.Г. Алеев видит в возможности сочетания одной и той же жизненной формы (экоморфы по Алееву, 1986) с весьма различными

физиолого-биохимическими параметрами организмов. Иными словами, один тип внешней организации может возникать на разной физиолого-биохимической основе или, наоборот, разные типы строения – на одной физиолого-биохимической основе.

Однако, то же самое справедливо и для другого уровня системы адаптаций организма. Так, А.Т. Козлов (1986) на примере жизненных форм личинок ручейников показал, что образование групп личинок по типу строительного поведения не сопровождалось заметной морфологической дифференциацией, а дифференциация типов поведения предшествует во времени морфологической дифференциации, а не совпадает с ней.

Таким образом, анализ специфики жизненных форм или экоморф (по Алееву, 1986) демонстрирует скорее не отсутствие достаточного стимула к конвергенции физиолого-биохимических адаптаций и как следствие – эколого-морфологической специфики жизненной формы, а несовпадение и относительную независимость конвергентных преобразований биохимического, морфологического и физиологического уровней системы адаптаций организма.

Вероятно, «... настоящая конвергенция затрагивает далеко не только поверхностные черты строения ...» (Любищев, 1982, с. 90).

Исключение физиолого-биохимических элементов из понятия «жизненная форма» значительно уменьшает его эвристическую ценность, так как по адаптивной морфологии не всегда возможно охарактеризовать экологию животного достаточно точно (Яхонтов, 1964; Криволицкий, 1967).

В энтомологии данное явление со всей определенностью показано И.В. Стебаевым при изучении особенностей поведения саранчовых разных жизненных форм. Им, в частности, сделан вывод, «... что потенции функционального использования морфологических признаков шире, чем это можно предполагать не только на основании логической интерпретации этих признаков, но и на основании наблюдений за поведением насекомого только в

одном, пусть даже типичном для него местообитании» (Стебаев, Никитина, 1976, с. 720).

Стремление энтомологов отразить в системах жизненных форм довольно тонкие экологические особенности насекомых вынуждает использовать при классификации параметры, тесно связанные с физиологией (тип питания, отношение к влажности и т. п.) и поведением (таблица 1). Даже отказ от эфармонического направления и развитие эколого-морфологического направления не привели к принципиальным изменениям классификационных критериев, и классификации жизненных форм остаются классификациями экологических групп.

То же самое можно наблюдать и при анализе третьей концептуальной группы, в которой жизненная форма отождествляется с видом или его экологической характеристикой (Жантiev, 1965; Тихомирова, 1973). В данном случае тот или иной таксон, обладающий высоким уровнем специализации, рассматривается как экологическая группа.

Таким образом, все группы представлений жизненной формы в энтомологии, выделяемые в соответствии с классификацией концепций по Ю.Г. Алееву (1986), фактически являются различными вариантами концепции экологической группы.

Для того, чтобы убедиться в правомерности данного утверждения, проанализируем существующие взгляды энтомологов на явление жизненной формы с позиций теоретико-множественного и теоретико-системного подходов.

В соответствии с этим, многообразие существующих к настоящему моменту определений жизненной формы можно разбить на две группы.

Первая группа определений исходит из представлений, что жизненная форма есть множество. В качестве примеров представлений о жизненной форме (Ж.Ф.), как группе организмов, можно привести следующие определения:

Ж.Ф. – группа организмов, занимающих сходные экологические ниши и обладающих комплексом морфофункциональных адаптивных признаков,

возникающих в процессе эволюции и определяющих их сходный габитус, гармонирующий со средой (Копанева, 1976);

Ж.Ф. – группа организмов, обладающая однотипными специфическими приспособлениями, которые возникают, зависимо или независимо у представителей разных систематических групп мелкого и среднего ранга под влиянием аналогичного естественного отбора (Мордкович, 1977);

Ж.Ф. – совокупность организмов, занимающих общую экологическую нишу, с комплексом сходных морфо-экологических признаков, возникающих в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора (Шарова, 1981);

Ж.Ф. – морфологически сходные группы разного систематического положения, приспособленные к одинаковым условиям среды (Ричард Б. Примак, 2002).

В связи с тем, что в таксономии также существует теоретико-множественный подход к представлению сущности систематической группы (Шаталкин, 1983), часто имеет место смешение понятий жизненная форма и таксон филогенетической системы. Например, **Ж.Ф. – экологическая характеристика таксона** (Парамонов, 1945; Наумов, 1955; Жантиев, 1965; Тихомирова, 1973). Другим примером теоретико-множественной концепции жизненных форм является таксономическое ограничение, накладываемое на понятие жизненной формы.

«Под жизненными формами нами понимаются адаптивные типы животных одной таксономической группы высокого ранга, имеющие признаки глубокого конвергентного сходства, которые возникают при обитании в сходных экологических нишах (Арнольди, 1937; Бей-Биенко, Мищенко, 1951; Медведев, 1970; Кривошукский, 1971; Каплин, 1986; Шарова, 1981, 1986, и др.). При выделении жизненных форм насекомых с неполным превращением, на наш взгляд, необходимо учитывать все стадии их развития от яйца до имаго» (Каплин, 1992, с. 523).

Теоретико-множественная концепция жизненных форм приводит к тому, что жизненная форма рассматривается как логический конструкт, и тем самым принципиально не отличается от экологической группы. Об этом свидетельствует следующее определение:

Ж.Ф. – морфо-экологическая категория, включающая организмы по комплексу сходных морфо-экологических, физиологических и поведенческих адаптаций, развивающихся параллельно и конвергентно. (Козлов, 1986).

Следствием подобных представлений является множество терминов, таких как экоморфа, биоморфа, этоморфа, экобиоморфа, экон, и т. д., «уточняющих», по мнению их авторов, понятие жизненной формы.

На наш взгляд **теоретико-множественная концепция жизненной формы, отождествляющая ее с экологической группой, и есть основная причина множественного толкования жизненной формы.** Так как экологическая группа – логический конструкт, то и круг представлений о явлении жизненной формы определяется способностями к фантазиям.

Вторая группа определений исходит из представлений о жизненной форме как реально существующем феномене системной природы:

Ж.Ф. (экоморфа) – целостная система взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющих общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции в условиях конкретного биотопа (Алеев, 1986);

Ж.Ф. – морфо-экологическая организация группы организмов на любой фазе индивидуального развития, независимая от степени родства, отражающая характерные черты их образа жизни и возникающая под влиянием сходных факторов отбора (Шарова, 1986);

Ж.Ф. – целостная иерархическая система взаимообусловленных адаптаций, определяющая общность приспособительной специфики группы организмов, обитающих в сходных условиях среды, и возникающая в результате аналогичного естественного отбора (Пекин, 1992).

Несмотря на то, что определения явно недостаточны ввиду сужения адаптивного комплекса жизненной формы до адаптаций только эколого-морфологических – в первом определении, и частичное представление жизненной формы как группы организмов – во втором, существенным моментом является понимание жизненной формы как системы определенного уровня организации биоты.

Таким образом, в развитии понятия "жизненная форма" имеет место переход от понимания жизненной формы как группы организмов, обладающих сходным комплексом морфо-функциональных адаптивных признаков и занимающих сходные экологические ниши, к представлению жизненной формы как целостной иерархической системы взаимообусловленных адаптаций, определяющей общность приспособительной специфики организмов. Может показаться, что это изменение представлений о жизненной форме является переходом от редуccionно-морфологической концепции экологической группы к системному подходу, при котором жизненная форма рассматривается как элемент экосистемы, и в силу этого обладающей системной целостностью и конкретикой, но это не так. Как ни странно, но определение жизненной формы на основе представлений о системе адаптаций организма не внесло ясности в объем данного понятия. Как указывает Л.М. Шафранова (1990) вслед за Т.И. Серебряковой (1972), это проявляется в том, что понятие "жизненная форма" применяется не только к одному организму, но и к классификационным группам организмов. Авторы вышеуказанных определений указывают на то, что как вид может быть представлен спектром жизненных форм, так и каждая жизненная форма может быть представлена рядом видов или таксонов различного уровня. Так, Ю.Г. Алеев (1986), доказывая эколого-морфологическую сущность явления жизненной формы (экоморфы), приводит целый ряд примеров, когда одна жизненная форма (экоморфа) представлена рядом видов, семейств, отрядов и царств животного и растительного мира. Однако представление о жизненной форме, как о системе организменного уровня, позволяет нам говорить о том, что вид (как надорганизменная система

или таксон) представлен спектром жизненных форм, но обратное утверждение неверно. Жизненная форма, как явление организменного уровня, как целостная система адаптаций организма, не может быть представлена ни рядом видов, ни другими таксонами. Причина подобного несоответствия в том, что «алеевская» экоморфа не рассматривается ее автором как элемент сообщества, а рассматривается как классификационное понятие, как группа, как таксон экоморфологической классификации организмов. Это становится очевидным, если рассмотреть принцип классификации экоморф Ю.Г. Алеева. Классификация выстраивается как иерархия морфо-экологических адаптаций, т. е. по тем же самым принципам, что и иерархия таксонов филогенетической системы, с той только разницей, что если в филогенетической системе таксономическая ценность признака оценивается по уровню его межтаксонной изменчивости, то в системе экоморф по уровню универсальности адаптаций. Степень межтаксонной изменчивости и универсальность (степень распространенности) адаптации – в сущности, одно и то же.

В связи с этим становится понятна та последовательность и настойчивость доказательства Ю.Г. Алеевым экоморфологической сущности экоморфы. Это необходимо для несовпадения экологоморфологической и таксономической классификации. В противном случае, если признать, что физиологические, биохимические или поведенческие адаптации входят в понятие жизненной формы (фактически признать отсутствие выделенной системы признаков), то само понятие экоморфы, как классификационный элемент, теряет самостоятельность от таксона филогенетической системы.

В рамках редуccionно-морфологического подхода нет другого способа доказательства самостоятельности понятия жизненной формы, кроме как через доказательство объективности выделенной системы признаков. Именно поэтому при выделении жизненных форм так важно выделить признаки, имеющие экологическую обусловленность (Шарова, 1960, 1973, 1974, 1981, 2005; Приставко, 1984; Жеребцов, 1985; Макаров, Егоров, 1986; Макаров, 1989, 2002 и др.).

В соответствии с этим Г.Ю. Любарский (1986, с. 141), пишет: «...таксоны выделяются по бета-архетипическим признакам, а биоморфы – по отношению стилистических и бета-архетипических признаков. Тем самым, мы выходим на достаточно устоявшееся положение о том, что таксоны выделяются по конститутивным признакам, а жизненные формы – по приспособительным» (эту традицию можно начать с Nageli (1884), ее продолжил его ученик Drude (1887)) (цит. по: Серебряков, 1962, затем Кашкаров, 1945; Северцов, 1949). Последовательное проведение этого принципа в практику изучения биоморфологического и таксономического многообразия скрытноедов (*Coleoptera*, *Cryptophagidae*) приводит Г.Ю. Любарского к проблеме разграничения биоморфы и таксона. «Проблема разделения таксонов и биоморф не решается не только «интуитивными», традиционными, но и высоко формализованными кладистическими методами» (Любарский, 1996, с. 203). В результате таксономическая или биоморфологическая сущность выделенных групп видов автором доказывалась при помощи привлечения признаков гениталий, а биоморфа рассматривается как своеобразный этап в формировании надвидового таксона. «В этом случае мы сталкиваемся с ситуацией, которая из общих соображений была описана в гл. 3: группа, отмеченная чертами стилистической целостности, т.е. биоморфа, станет целостностью архетипической, таксоном. Стиль переходит в архетип, создавая новую устойчивую организацию. Различные виды одного рода, конвергентно сближаясь при редукции ведущих признаков рода, вырабатывают новый устойчивый синдром признаков, новый архетип, и в результате образуется новый таксон» (Любарский, 1996, стр. 215).

Таким образом, понятие «жизненная форма» развивалось как классификационное понятие параллельно с понятием о таксономическом виде. Самостоятельность понятия жизненной формы доказывается на основе выделенности адаптивного комплекса эколого-морфологических признаков. Выделенность определенной системы признаков возможна только в рамках редукционно-морфологического подхода, который, в свою очередь, приводит к

тому, что жизненная форма может быть представлена не иначе, как экологическая группа.

Так как экологическая группа, в силу того, что она является логическим конструктом, не имеет объективных границ, объем понятия жизненная форма не может быть установлен. Это в свою очередь приводит к отсутствию общих принципов выделения и классифицирования жизненных форм, к множественности классификаций и явлению биоморфо-таксономического несоответствия. В связи с этим предложение И.Я. Павлинова (2010) рассматривать экоморфологию в составе систематики является прямым продолжением алеевского представления о жизненной форме как классе. Это представляет определенную опасность для развития представлений о жизненной форме, как элементе экосистемы, т. е. понятия, относящегося к экологии.

1.2. Структурно-функциональный статус жизненной формы

Для определения онтологического статуса жизненной формы необходимо определить ее место в иерархии систем живой природы, т.е. рассмотреть жизненную форму с позиции системной организации биологических объектов и сопоставить ее с системами организменного, популяционно-видового, и экосистемного уровнями организации биоты.

Пространственно-временная структура и иерархия биоразнообразия в частности была рассмотрена В.П. Седельниковым и М.Г. Сергеевым (2004). Авторами обсуждалась система основных понятий и структура биоразнообразия в связи с проблемой развития единой идеологии его познания и формализации. Основные иерархические уровни биоразнообразия, иерархия и связи базовых понятий популяционно-видового, таксоноценотического и экосистемного уровня биоразнообразия отражены на рисунках 4-7. Приведенные авторами схемы в целом соответствуют наиболее широко распространенным представлениям об иерархии систем живой природы.

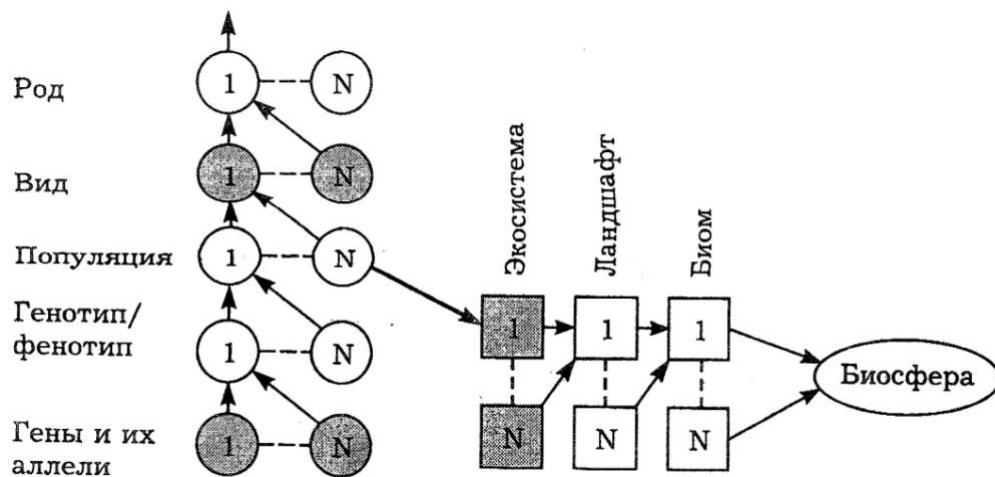


Рисунок 4 – Основные иерархические уровни биоразнообразия; N – набор из N-представителей данного уровня (по Седельникову, Сергееву 2004).



Рисунок 5 – Иерархия и связи базовых понятий таксоценотического уровня биоразнообразия (по Седельникову, Сергееву, 2004)

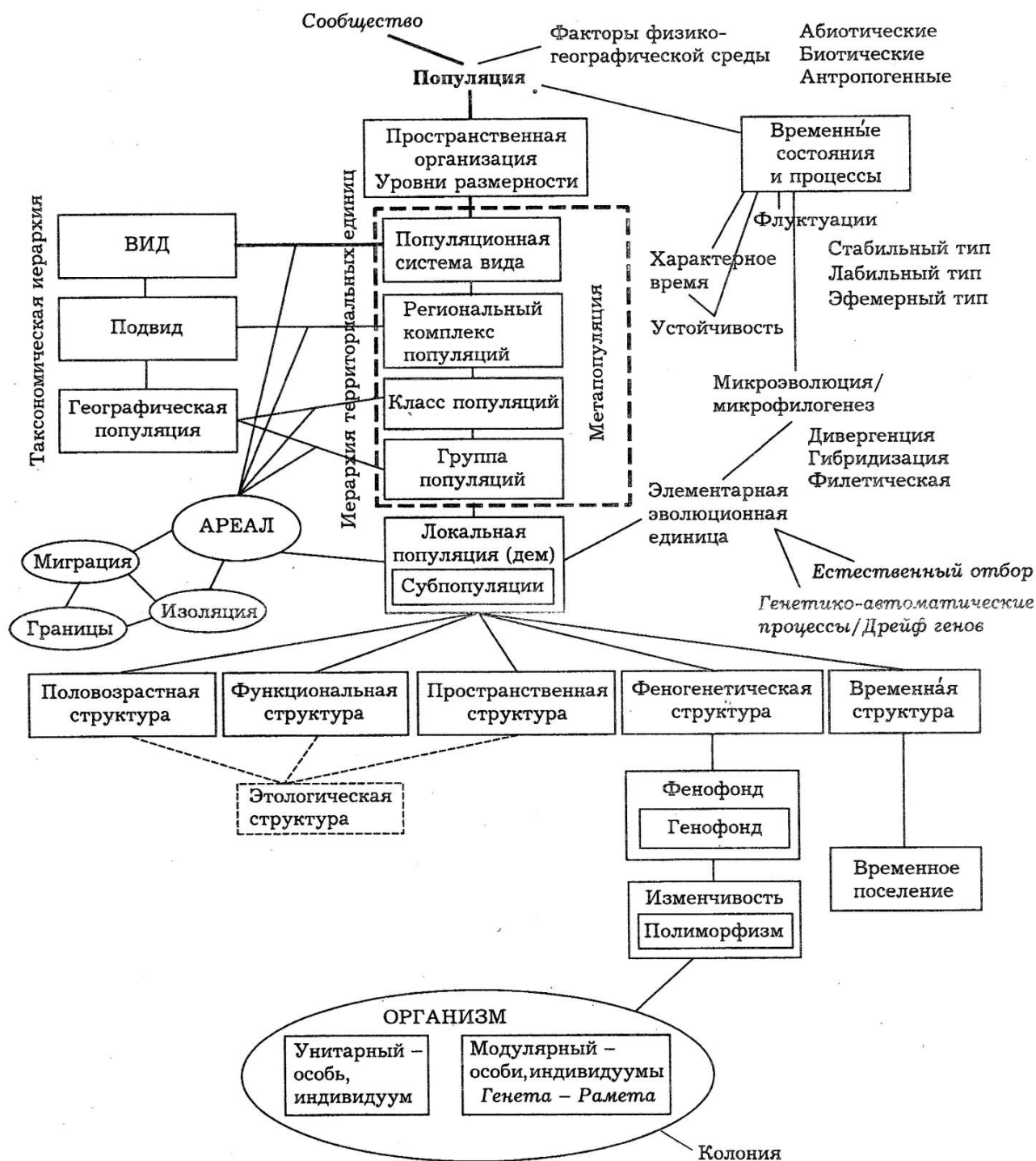


Рисунок 6 – Иерархия и связи базовых понятий популяционно-видового уровня биоразнообразия (по Седельникову, Сергееву, 2004)

Вместе с этим, обращает на себя внимание отсутствие в обсуждаемом круге базовых понятий биоразнообразия понятия жизненной формы (рис. 4-7), хотя жизненная форма, как общебиологическое понятие, обсуждалось неоднократно.

Связано это с тем, что в предлагаемой схеме иерархии биоразнообразия сообщество представлено как система популяций. При этом, авторы вводят в схему параллельную пару понятий: таксоцен и ценопопуляция, оправдывая это с методологической точки зрения. Таксоцен «... т.е. совокупность популяций *(или их частей)* (курсив мой В.П.) какого-либо одного таксона в экосистеме.» и далее «Понятие таксоцен тесно связано с популяционно-видовым уровнем, так как *именно части популяционных систем* (курсив мой В.П.) разных видов (ценопопуляции) составляют реальные таксоцены...» (Седельников, Сергеев, 2004, с. 594). В связи с этим, следует заметить, что с точки зрения системного подхода между частью и целым выделение промежуточного уровня невозможно.

В рассматриваемых схемах смешиваются редукционно-морфологический и системный подходы. Согласно первому подходу возможна иерархия множеств, согласно второму – в природе имеет место иерархия систем. Ясно, что популяция, сообщество и экосистема – это понятия, сформированные в рамках системного подхода, а таксоцен и ценопопуляция в рамках редукционно-морфологических или теоретико-множественных представлений. Несмотря на то, что в обсуждаемой схеме отсутствуют понятия: «жизненная форма», «биоморфа» или «экоморфа», тем не менее, функциональный элемент сообщества авторы вводят на основе понятия «гильдия» (рис. 5), «...т.е. группы видов, использующих определенный ресурс или совокупность ресурсов функционально сходным образом» (Джиллер, 1988, с.13).

Понятие гильдии близко к представлениям о жизненной форме как экологической группе. Как было показано в предыдущем разделе, объем экологической группы однозначно установлен быть не может, в соответствии с этим, предлагаемая схема не отражает онтологической структуры биоразнообразия.

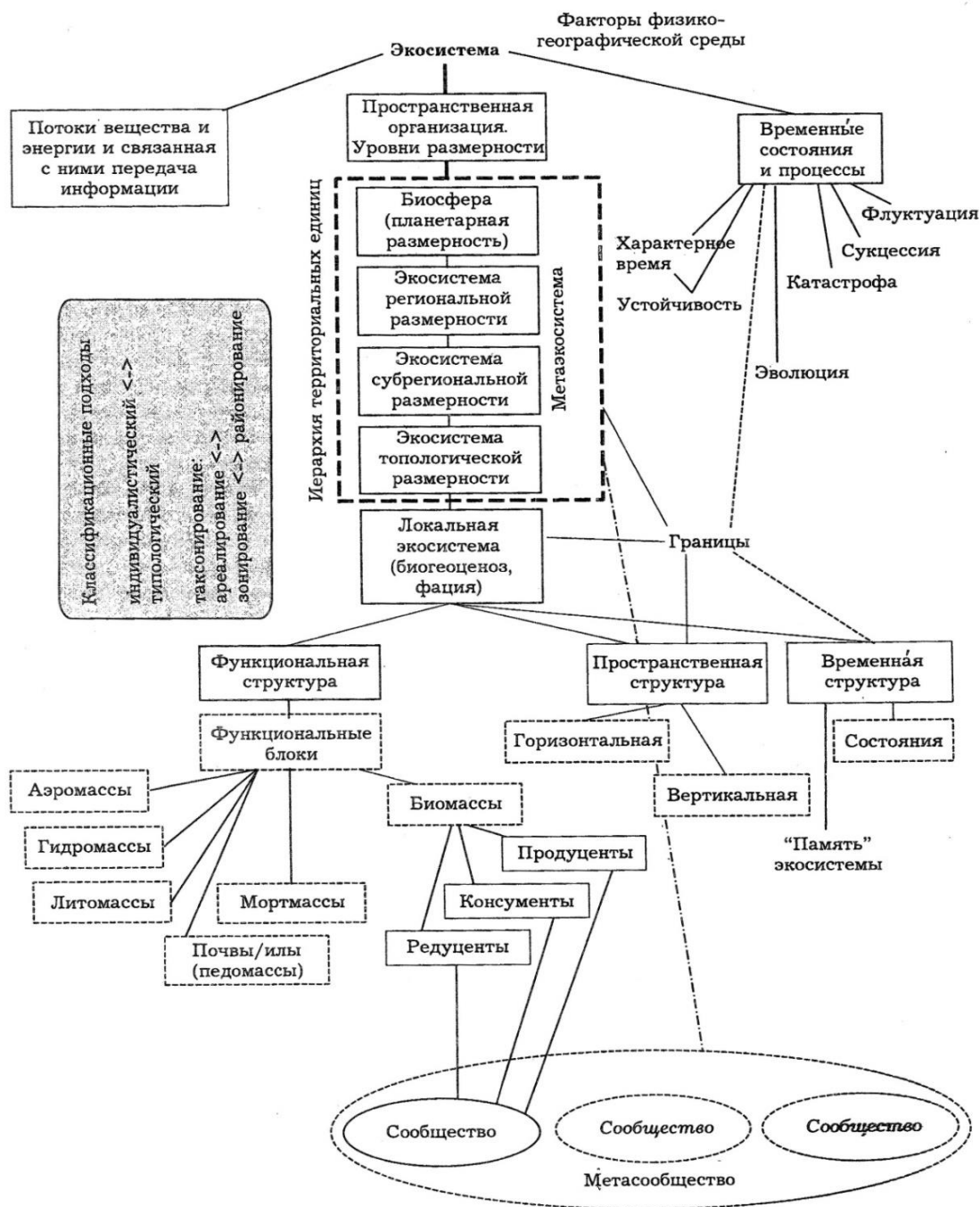


Рисунок 7 – Иерархия и связи базовых понятий экосистемного уровня биоразнообразия (по Седельникову, Сергееву, 2004)

Онтологическая структура биоразнообразия и статус жизненной формы могут быть установлены только при последовательном применении системного подхода, при этом, жизненная форма должна рассматриваться как система или элемент. Согласно системному подходу специфика элемента определяется не его структурой, она определяется системой высшего порядка. Прямое указание

на это – явление мультифункциональности. Бессмысленно определять структуру и соответствующие ей морфологические признаки, необходимые для выполнения какой-либо функции: их просто нет. Гвоздь можно забивать чем угодно. Системой определяется «требование» к ее элементу. При этом, «требование» системы к элементу не зависят от его (элемента) строения. «Требование» системы к элементу выражается в качестве тех взаимодействий, в которые элемент должен вступать. Морфологические признаки организма (как и любые другие признаки) не являются элементами биогеоценоза, равно как и то, что любые объединения на основе признаков организма также не являются элементами надорганизменных систем. Организм в биогеоценозе не имеет структуры, а свойства, которые он проявляет, определяются биогеоценозом, всей совокупностью биотических и абиотических факторов. Электрический проводник не имеет сопротивления без электрического тока через него. Свойства элемента только тогда проявляются, когда система высшего порядка функционирует. Само функционирование системы определяет проявление свойств, входящих в нее элементов. Вне системы элемент свойств не имеет.

Ю.А. Урманцевым (2006) обоснован алгоритм построения абстрактной системы, согласно которому первым шагом является отбор множества первичных элементов по единому основанию, общему свойству. Именно единство элементов определяет возможность построения на их основе системы. Равно справедливо и обратное утверждение, что единство свойств элементов определяется их принадлежностью к одной системе. При этом, суть элемента – один из вариантов этого свойства. Поэтому при изучении системы одинаково приемлемы два пути: от познания многообразия элементов к познанию системы или, наоборот, от системы к многообразию элементов (Урманцев, 2006).

Анализ путей изучения сообществ позволяет видеть распространенность первого пути, когда делаются попытки выделить элементы сообщества – жизненные формы или экоморфы, а уже на основе изучения экоморфологической структуры судить о сообществах (Романкина, 2010; Карамзина 2010; Абдурахманов, Багирова, 2013 и др.). При этом, жизненные

формы выделяются не в пределах сообщества, а в пределах таксономического разнообразия, и, следовательно, в пределах методологии изучения таксономического разнообразия. Понимая несводимость таксономического и экоморфологического разнообразия, исследователю ничего не остается, как только искать выделенную систему признаков (раздел 1.1). Поэтому если нам не известны свойства элемента системы, мы их можем установить только, изучая систему, т.е. для выделения жизненных форм необходимо двигаться не от свойств организма к свойствам экосистемы, а наоборот. В противном случае жизненные формы выделить не удастся в виду того, что организм является элементом множества систем. Структура множественности свойств организма не может быть вскрыта на морфологической основе в виду multifunctionality морфологических структур.

1.3. От биоценоза к организму

Установление пространственной и функциональной специфики жизненной формы – одна из центральных задач общей теории жизненных форм. Для решения данной задачи жизненная форма, как элемент, должна быть непротиворечиво увязана с существующими концепциями популяционно-видовой и биогеоценотической уровнями организации систем.

Все многообразие существующих к настоящему времени способов выявления элементов сообщества сводится к трем возможным подходам и соответствующим им общеэкологическим концепциям. Это концепция экологической ниши, концепция экологической группы и концепция жизненной формы. В рамках редуccionно-морфологической парадигмы других возможностей в выделении элементов сообщества, вероятно, не существует.

Организм – это единственная элементарная живая система, имеющая реальные пространственно-временные границы, в объективном существовании которой сомнений нет. Поэтому любая другая система надорганизменного уровня в соответствии с принципами системного подхода будет рассматриваться как интеграция организмов. Возможная интеграция

организмов определяется их возможными взаимосвязями. Существует всего две предельно общие системы взаимосвязей, определяемые природой живого – это система генетических отношений и система фенотипических связей.

1.3.1. Система генетических отношений, популяция и экологическая ниша

Система генетических отношений определяется субстратной преемственностью организмов, которая лежит в основе филогенетических связей, реализующихся в популяции, как элементарной эволюционирующей системе. Популяция – надорганизменная система состоит из разнокачественных организмов и имеет собственную структуру: половую, возрастную, генетическую, пространственную и т.д. Различных популяционных структур можно выделять сколь угодно много, столько же, сколько возможно выделить различий между организмами одной популяции, но популяционно значимые группы особей – генетические группы. Связано это с тем, что популяция, как система надорганизменная, не имеет внутрисистемных пространственно-временных ограничений (Заренков, 1988), но имеет ограничения генетические. Так как популяция – признанная элементарная единица микроэволюции, способная реагировать на изменения внешней среды перестройкой своего генофонда, то за ней автоматически признается статус элемента сообщества, являющегося эволюционной ареной. В соответствии с этим, наиболее распространены определения сообщества как системы, состоящей из популяций различных видов (Седельников, Сергеев, 2004).

Согласно другой точке зрения, описание структуры сообщества невозможно в популяционно-видовых терминах (Баканов, 2000). Популяции разных видов, как генетически закрытые системы, не имеют генетических взаимодействий в сообществе. В сообществе взаимодействуют фенотипы, но фенотип относится к организменному уровню организации биоты, в связи с чем в рассмотрении межфенотипических взаимодействий в сообществе популяционно-видовой уровень (т.е. генетический уровень интеграции биоты) излишен. Для доказательства того, что популяция не является элементом

сообщества, на наш взгляд, достаточен факт несовпадения границ популяции с границами сообщества.

Для ликвидации данного несоответствия в иерархии систем вводится экологический эквивалент вида – экологическая ниша, обосновывается понятие таксоцена и ценопопуляции как части популяции, входящей в таксоцен (Жерихин, 2003; Седельников, Сергеев, 2004).

Концепция экологической ниши является центральной концепцией изучения структуры биогеоценоза. Биоморфа или жизненная форма часто рассматривается как эквивалент экологической ниши (раздел 1.1.). С этим связано представление о биоморфологической структуре сообщества. Кроме этого, экологическая ниша, вернее их множество, рассматривается как пространственно-временная арена эволюции. Именно с этим связано представление о сообществе как многовидовой системе. Существующее противоречие между таксономической и биоморфологической трактовками сообщества имеют те же корни, что и биоморфо-таксономическое противоречие, что принципиально для экологии.

Существует две разные трактовки понятия экологической ниши: это «экологическая ниша» Дж. Элтона, имеющая функциональную сущность, и «экологическая ниша» Хатчинсона, имеющая пространственную сущность. Функциональная и пространственная трактовки экологической ниши, в принципе, соответствует делению структуры надорганизменных систем на функциональную и пространственную структуры по В.Н. Беклемишеву (1960) (Кирпотин, 2005б, с. 36). По П. Джиллеру «К структуре сообщества относятся: а) всевозможные способы связей и взаимодействий между отдельными членами сообщества (например, типы распределения ресурсов и пространственное и временное обилие видов в данном сообществе); б) проявляющиеся на уровне сообщества свойства, обусловленные этими взаимодействиями (трофические уровни, скорости и эффективности связывания энергии ее переноса, сукцессия, круговорот питательных веществ и т. п.).» (Джиллер, 1988, с. 13). Т. е.

выделенные составляющие структуры сообществ также имеют пространственный и функциональный аспект.

Пространственная специфика жизненной формы, как элемента сообщества, может быть определена через Хатчинсовский подход к экологической нише, как многомерному пространству экологических факторов. В то же самое время, популяция, как элемент сообщества, также должна соответствовать определенному пространству в сообществе, т. е. экологической нише. При этом, жизненная форма и популяция – системы разного уровня, а именно представляют организменный и над организменный уровни организации живой материи. Ясно, что согласно системному подходу жизненная форма и популяция не могут одновременно являться элементами сообщества. Это настолько очевидно, что возникает вопрос: «чем же определяется сосуществование двух взглядов на природу сообщества?».

На наш взгляд, причина кроется в том, что пространство экологических факторов или пространство экологической ниши принципиально не измеряемо, оно многомерно настолько, что «хватает места» и для популяций, и для жизненных форм, и для любых других даже не системных объектов, таких как экологическая группа в виде таксоцена или ценопопуляции. Если пространство констелляции абиотических факторов просчитать можно, так как они в силу своей физико-химической природы конечны, то пространство биотических факторов, по сути, беспредельно. Увеличение видового разнообразия расширяет пространство экологических факторов, т.к. сами виды, популяции и организмы, их составляющие, являются одновременно и трофическим субстратом, и средой обитания для других видов, а также модификаторами абиотической среды.

На практике определить объем экологической ниши по Хатчинсону для вида или популяции невозможно, амфибионтные насекомые наглядный тому пример. Так, имаго стрекозы – хищный аэробонт, а личинки – хищные гидробионты. Относясь к одному виду, имаго и личинка обитают в разных

экологических пространствах. То же самое можно сказать о многих других насекомых, использующих для своего развития различные среды.

В теории, соответствие экологической ниши и пространства популяции есть допущение и является следствием принципиальной невозможности определения их реальных «объемов».

Несмотря на невозможность точного соотнесения нишевого пространства и таксономического разнообразия, концепция экологической ниши позволяет использовать пространственный критерий при установлении элементного состава биоценоза как системы. Суть пространственного критерия состоит в том, что часть всегда меньше целого. В соответствии с этим, при смешении объема воды и объема спирта их суммарный объем больше объема образовавшегося раствора, т.к. элементы раствора – молекулы воды и спирта, а не вода и спирт как жидкости, т. е. пространственный критерий – важнейший при определении элемента системы.

Согласно пространственному критерию, популяция не является элементом сообщества. Так, доказывая промежуточность популяционно-видового уровня между организменным уровнем и уровнем сообщества А.С. Северцов (1990 с. 228-229) указывает: «Размеры организмов определяются генетически, тогда, как размеры сообществ зависят от внешних по отношению к ним причин. Действительно, протяженность биотопов определяется не столько биоценотическими, сколько абиотическими условиями. И в этом отношении популяционно-видовой уровень промежуточен: популяция данного вида входит как компонент в разные сообщества. То же самое относится и к виду как системе популяций». Указание на то, что популяция, как компонент, входит в разные сообщества, противоречит системным представлениям о **пространственном** соотношении целого и его части.

Таким образом, во-первых, концепция экологической ниши возникла в связи с рассмотрением пространственной структуры сообщества, а не вида; во-вторых, вид не имеет внутренних пространственно-временных ограничений, в связи с чем не может быть описан определенным набором физических

параметров. При этом, многие, если не все, экологические факторы представляют собой физико-химическое действие на живую систему. Вероятно, указанные два обстоятельства привели развитие концепции экологической ниши к Хатчинскому ее представлению, как многомерного пространства экологических факторов. Многомерность пространства экологической ниши популяции есть следствие ее (популяции) пространственно-временной неограниченности. Экологическую нишу невозможно измерить, она не операбельна. Вследствие этого любое научное предположение, сформулированное с использованием данного понятия невозможно проверить (например, принцип Гаузе) (Джиллер, 1988). Невозможность определения объема экологической ниши (особенно, реализованной экологической ниши), отвлекает внимание исследователей от проблемы несоответствия пространства популяции и сообщества. Положение о том, что сообщество состоит из реализованных и нереализованных экологических ниш, также проверить невозможно.

Причина возникшего тупика, вероятно, в том, что **популяция не является пространственным элементом сообщества.**

В подтверждение сказанного можно привести работу А.С. Северцова «Эволюция популяций и эволюция биоценозов» (1998). Рассматривая эволюцию экосистемы, А.С. Северцов указывает на то, что она (эволюция) складывается, как минимум, из двух процессов. Один процесс связан с дарвиновской эволюцией, протекающей на уровне популяций, второй – с перестройкой состава сообщества на основе уже существующих жизненных форм. Соответственно, видообразование на популяционном уровне, как таковое, не определяет эволюцию экосистем. **Популяция и сообщество – системы одного, а именно надорганизменного, уровня и не состоят в иерархическом отношении. Вместе с этим, жизненная форма, как система организменного уровня, отвечает пространственному критерию в иерархии систем и, соответственно, может рассматриваться как элемент и популяции и сообщества.**

1.3.2. Система фенотипических отношений, жизненная форма и экологическая группа

Система фенотипических связей отражает, прежде всего, взаимодействие организма с внешней средой. Фенотип, как реализация генотипа в определенной среде, канализируется генетической системой отношений, но не имеет с ней жесткой связи. Это открывает возможность группировать организмы вне зависимости от их видовой принадлежности. Эта возможность составляет основу концепции экологической группы. Экологическая группа – группа организмов, выделяемая по их сходному отношению к одному или нескольким факторам внешней среды. В связи с этим, сообщество часто представляется как система экологических групп организмов (Доржиева, Чимитова, 2010; Юсупов, 2010, Романкина, 2014 и др.). Выделяемые по различным принципам такие компоненты экосистем, как ярусы, синузии, консорции, трофические уровни, ценоячейки, ценокванты, таксоцены, эргоцены, гильдии, ассамблеи и т. п., по сути, – экологические группы. Однако экологическая группа не может являться элементом сообщества по двум причинам. Во-первых, сообщество точно так же, как и популяция, не имеет пространственно-временных ограничений: граница сообщества достаточно условна. Поэтому число возможных факторов среды и их сочетаний в сообществе неограниченно, соответственно, неограниченно и количество экологических групп. Во-вторых, и это самое главное, экологическая группа есть множество, и как множество представляет собой логический конструкт; согласно системному подходу, элементом сообщества, как системы, может быть только системно-целостный объект.

В системе фенотипических отношений системной целостностью обладает только сам организм. Вероятно, никакие объединения организмов в системе фенотипических отношений, кроме сообщества, не будут обладать системной целостностью. Такие системно целостные объекты, как семья (пчелиная семья), на наш взгляд, выходят за пределы сообщества, так как в семье к системе

генетических и фенотипических отношений добавляются социальные отношения.

Таким образом, жизненная форма, как система фенотипических отношений или система адаптаций организменного уровня, может являться не только элементом популяции, но и элементом сообщества. Более того, один и тот же организм, меняя свою жизненную форму в онтогенезе, в разные периоды своего существования может входить в качестве элемента (как жизненная форма) в разные сообщества. На рисунке 8 изображена схема, отражающая возможное место жизненной формы в иерархии систем.

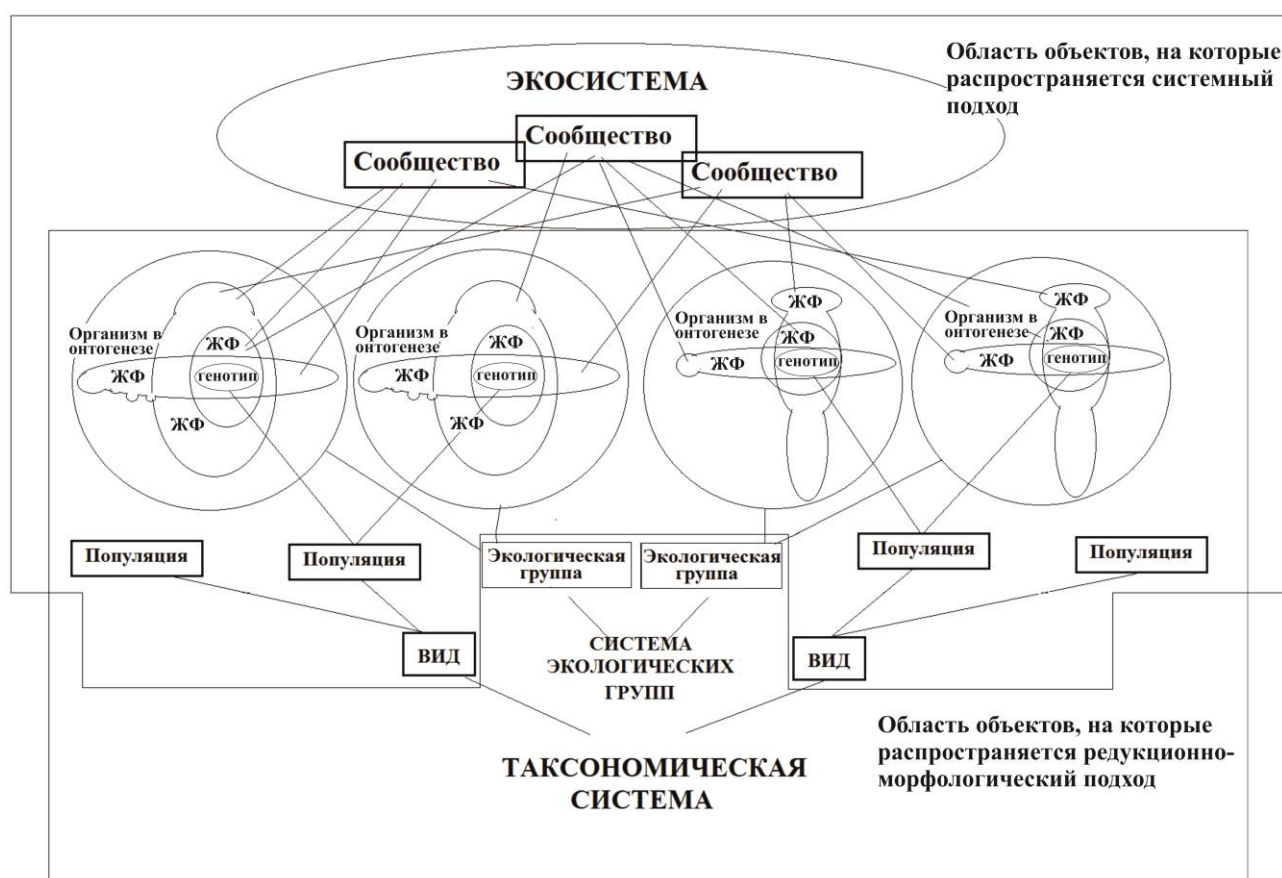


Рисунок 8 – Структурные связи системных объектов различного уровня

Данная схема показывает, что жизненные формы, как системы организменного уровня, могут одновременно являться элементами сообществ и популяций, не нарушая при этом пространственный критерий. На рисунке 9 изображена схема соотношения систем согласно представлениям о сообществе как многовидовой системе. Однако в этой схеме нарушен пространственный критерий, так как пространство вида, как системы, (ареал) как экологическое,

так и физическое намного больше пространства сообщества, ограниченного биотопом.

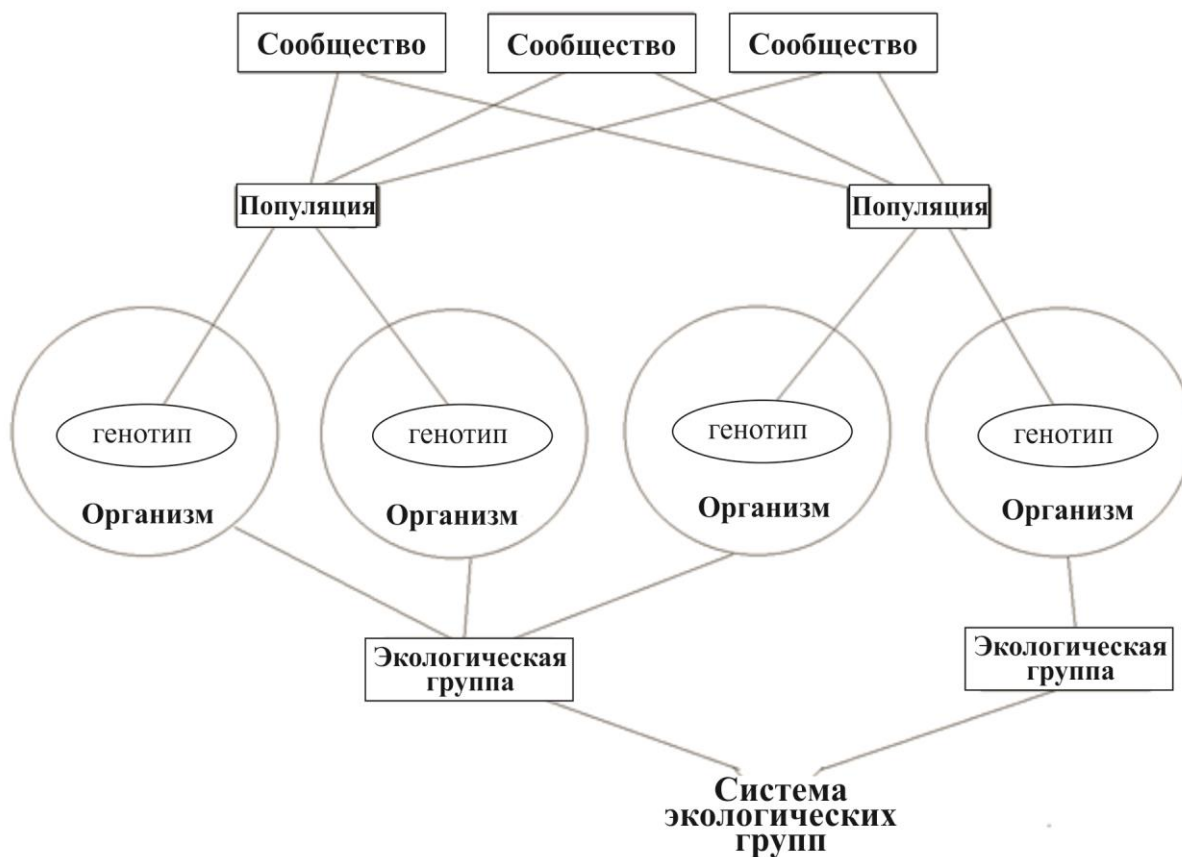


Рисунок 9 – Соотношения систем согласно представлениям о сообществе как многовидовой системе

Если элемент сообщества – популяция, то и в этом случае нарушается пространственный критерий, т.к. популяция, входящая в разные сообщества, не обладает свойством элемента. Именно для ликвидации пространственного несоответствия между частью (популяция) и целым (сообщество) необходимо введение таких понятий, как ценопопуляция или таксоцен.

Необходимо отметить еще один очень важный момент, отраженный на рисунке 8: жизненные формы, являясь элементами популяции и сообщества, согласно системному подходу вступают в различные отношения. В популяции это, прежде всего, генетические отношения в сообществе – трофические.

Согласно системологии, свойства элемента определяются функционированием системы более высокого порядка. В соответствии с этим, жизненная форма должна иметь различные свойства, будучи элементом разных

систем. Однако это противоречие разрешается на уровне организма, как целостной системы адаптаций. Несмотря на разнообразие связей, **жизненная форма должна обладать свойством, единым для популяции и сообщества, т. е. одновременно и на единой субстратной основе это свойство должно обеспечивать функционирование и популяции, и сообщества.** Вероятно, это свойство должно является фундаментальным для функционирования любой надорганизменной системы. Что это за свойство?

1.3.3. Соотношение филогенетической системы и системы жизненных форм

Как было показано в разделе 1.1., понятие «жизненная форма» развивалось, как классификационное понятие, параллельно с понятием о таксономическом виде. Как правило, вопрос о соотношении филогенетической системы и системы жизненных форм обсуждался для доказательства их независимости и, через это, актуальности построения систем жизненных форм (Шарова, 1981, Алеев, 1986 и др., табл. 1). Обычно, обсуждение дальше констатации факта различия не шло, однако развитие экологии меняет отношение к этому вопросу. Появилась необходимость соотнесения таксономического и экоморфологического разнообразия, которое на сегодняшний день ограничивается построением спектров жизненных форм для отдельных таксонов и, наоборот, таксономических спектров для отдельных категорий жизненных форм (Шарова, Макаров, 2008). Подобные спектры в виде справочника максимум что позволяют, так это перевести список таксонов в список жизненных форм и наоборот, да и то с большими натяжками и оговорками. Проблема биоморфо-таксономического несоответствия не разрешается и становится все более актуальной в связи с появлением большого количества исследований структурно-функциональной организации конкретных экосистем, для которых традиционное таксономическое разнообразие далеко недостаточно. Биоморфологическое разнообразие, вскрываемое в этих исследованиях, порождает необходимость

классифицирования жизненных форм. В соответствии с этим, данная проблема рассматривается биоморфикой, как разделом систематики (Павлинов, Любарский, 2011).

В данной работе нас интересует онтологический статус жизненной формы, в соответствии с этим, обсуждение данной проблемы направлено, прежде всего, на этот аспект познания биоразнообразия. Кроме того, обсуждение данной проблемы позволит понять, почему в практических исследованиях необходима дополнительность таксономической и экологической структур сообщества? Почему экологическая структура сообщества наиболее часто представляется как система экологических групп?

Имеют место два противоположных суждения по поводу соотношения филогенетической системы (ФГС) и системы жизненных форм (СЖФ):

1. Совпадение классификаций (Северцов, 1939);
2. Принципиальная несводимость классификаций (Алеев, 1986).

Совпадения быть не может, ибо ФГС классифицирует виды, а СЖФ – жизненные формы. Коль признается факт существования видов и жизненных форм, должны иметь место и две самостоятельные классификации. Однако, принципиальная несводимость или независимость классификаций, также, на наш взгляд, является крайней точкой зрения, т.к. вне вида жизненной формы быть не может, а вид и жизненная форма реализованы на единой субстратной основе, каковой является организм. Поэтому правильнее говорить не о совпадении или не совпадении ФГС и СЖФ, а о точках их соприкосновения и отличиях.

Как считают Г.Я. Павлинов и Г.Ю. Любарский «... принципиальное отличие биоморфики от других таксономических подходов состоит в том, что биоморфы, как единицы классификации, в общем случае соотносятся с фазами онтогенеза и лишь в частном – с целыми организмами. Поэтому следует особо оговорить, что сопоставление биоморфики с другими школами систематики осмысленно лишь в этом втором, частном случае; формально оно может быть сведено к выяснению особенностей взвешивания классифицирующих

признаков» (Павлинов, Любарский, 2011, с. 266). Однако, это следствие понимания жизненной формы как классификационного элемента. Вместе с этим, жизненная форма – система адаптаций, определяющая специфику связи организма с внешней средой, его пространственно функциональные качества как элемента сообщества, которые в соответствии с системными принципами определяются сообществом. Жизненная форма, как элемент сообщества, по объему не совпадает ни с фазой онтогенеза, ни с организмом (раздел 2.8.1.).

Упрощенно соотношение между ФГС и СЖФ (более развернуто см. Павлинов, Любарский, 2011) можно представить следующим образом. Любой организм (семафоронт) может быть однозначно определен как вид и как жизненная форма (Любарский, 1996). Вид, как система, представлен спектром жизненных форм. Возникновение нового вида можно представить как генетическую фиксацию изменения внутривидового спектра жизненных форм. Факт нового вида систематик часто устанавливает на основе выявления новой жизненной формы, т. е. новая жизненная форма иногда является маркером нового вида. При этом систематику нет необходимости описывать весь внутривидовой спектр жизненных форм, так как его можно в любой удобный момент установить на основе онтогенетических связей. Но для этого необходимо знать жизненную форму-маркер и уметь ее надежно диагностировать. В соответствии с этими рассуждениями можно сделать несколько замечаний относительно ФГС:

1. Видовой диагноз – это описание жизненной формы-маркера, или нескольких форм-маркеров;
2. Видовой диагноз составляется не для всестороннего описания конкретной внутривидовой жизненной формы, а для надежной диагностики жизненной формы-маркера. Для этого достаточно указать набор отличительных признаков описываемой жизненной формы-маркера от жизненных форм-маркеров других видов;
3. ФГС не охватывает всего многообразия жизненных форм;

4. ФГС выделяет таксоны на основе жизненных форм-маркеров и строит таксономическую систему;

5. В связи с тем, что описание нового вида возможно только на основе сопоставимых жизненных форм-маркеров, структура таксонов в ФГС задается набором признаков жизненных форм-маркеров. Изменение жизненной формы в онтогенезе приводит к тому, что, если виды описывают по имаго, то описание нового вида по личинке невозможно. Новый вид можно выделить по личинке, но видовой диагноз все равно будет составлен по имаго. Соответственно, определительные таблицы для имаго и личинок разделены, или лишь иногда используются признаки других жизненных форм как дополнительные, не основные.

6. Надвидовые таксоны ФГС выявляют наиболее общие морфологические черты жизненных форм-маркеров, в соответствии с этим могут рассматриваться как группы жизненных форм.

Несмотря на то, что общие принципы СЖФ не разработаны, все же можно отметить некоторые общие черты частных классификаций жизненных форм:

1. Как правило, выделение жизненных форм ведется по существенным связям организма с внешней средой, отраженной в морфологии;

2. Жизненные формы выделяются вне онтогенетических связей, но, как правило, в рамках таксонов того или иного уровня;

3. СЖФ пытаются охватить все многообразие жизненных форм;

4. СЖФ классифицирует жизненные формы;

5. Структура СЖФ задается структурой адаптивной системы организма (Алеев, 1986) или достаточно произвольным набором соподчиненных экологических групп.

Как видно из сравнения принципов ФГС и СЖФ, и та, и другая системы реально имеют дело с жизненными формами, поэтому отдельные таксоны ФГС могут быть представлены классами жизненных форм. В соответствии с этим, говорят о животном как жизненной форме, о растении как жизненной форме

(Шафранова, 1990). Отдельные указания на то, что семейства и отряды насекомых, по сути дела, – жизненные формы (Жантиев, 1965; Тихомирова, 1973 и др.), имеют те же корни. С этим, по-видимому, связаны указания на то, что жизненные формы должны выделяться в определенных таксономических рамках (Шарова 1981; Шарова, Макаров, 2008, 2012). Видимо, с этим же связана широкая практика выделения жизненных форм для конкретных систематических групп (таблица 1), в то время как единых классификаций жизненных форм немного (Гамс 1918; Фридерикс 1930; Алеев 1986; Леонтьев, Акулов, 2004).

На сходство понятия «жизненной формы» с понятием «вид» в контексте экологической теории указывает И.Я. Павлинов: «В случае экологической теории актуальное для нее понятие «эковида» тесно смыкается с биоморфой: в предельном случае они оказываются неразличимыми (Левушкин, 1976).» (Павлинов 2009, с. 261).

Несовпадение ФГС и СЖФ связано с некоторыми аспектами:

1. Прежде всего, с тем, что ФГС не охватывает всего многообразия жизненных форм;
2. В ФГС жизненная форма-маркер рассматривается как представитель вида (биологического или таксономического), в СЖФ та же самая жизненная форма рассматривается как элемент сообщества, при этом объемы систем популяционно-видового и экосистемного уровней не совпадают;
3. Жизненная форма – система организменного уровня, соответственно, **любая** группа организмов будет представлять или одну жизненную форму, или группу жизненных форм, но не вид или группу видов;
4. Вид всегда может быть представлен как определенный спектр жизненных форм, связанных онтогенетическими связями, тогда как жизненные формы в СЖФ выделяются и классифицируются вне онтогенетических и филогенетических связей. В соответствии с этим, в случае вырождения филогенетических отношений, характерного для низших форм жизни, становится актуальна СЖФ.

Точки соприкосновения ФГС и СЖФ связаны с тем, что оба подхода на практике имеют дело с элементарными жизненными формами – системами организменного уровня. Разница во вкладываемом смысле, в том, что видит систематик в качестве основной задачи. «Хеннинг подчеркивает, что «задача филогенетической системы – отразить не «весь» результат эволюции, но только филогенетические отношения между видами и группами видов» (Henning, 1966, с. 194), при этом указанные отношения понимаются по Дарвину как генеалогические. Позже такая система будет названа филогенетически естественной (Crowson, 1970; Wiley, 1981)» (Павлинов, Любарский, 2011, с. 336). Строя ФГС, систематик открывает (или создает) многообразие таксонов и судит об этом многообразии по конкретным внутривидовым жизненным формам. Экосистематик, строя СЖФ, стремится обобщить многообразие адаптаций организмов к комплексу условий внешней среды и так же, как и систематик-филогенетик имеет дело с теми же самыми внутривидовыми жизненными формами.

Экосистематик и систематик-филогенетик имеют дело с одним и тем же исходным многообразием жизненных форм, но в дальнейшем систематик-филогенетик накладывает на это многообразие онтогенетические и филогенетические отношения и получает филогенетическую классификацию. Экосистематик, рассматривая это многообразие сквозь призму адаптаций, получает систему экологических групп или экоморф.

Так как в ФГС жизненная форма-маркер представляет вид как систему или таксономический вид и не рассматривается как элемент сообщества, то любой таксон лишен экологического содержания. В биоморфике онтологический статус жизненной формы определяется как естественный род (Павлинов, Любарский, 2011). Как указывает Г.Ю. Любарский «Обычное представление об экологической нише как характеристике вида (Наумов, 1955; Hutchinson, 1957) основано на отождествлении вида и биоморфы. Приписать такому таксону эконишу можно лишь формальным образом, также как поставить в соответствие с таксоном определенный спектр биоморф»

(Любарский, 1996, с. 122). В соответствии с этим, таксономическая структура сообщества также лишена экологического содержания. Поэтому для описания сообщества параллельно с таксономической структурой приводится система экологических групп (Карамзина, 2010; Романкина, 2014). Экологическая группа в этом случае образуется за счет выявления сходных экологических свойств жизненных форм-маркеров. В тех случаях, когда имеется разработанная система жизненных форм такая, как для жуужелиц, саранчовых, колембл или др. групп, при рассмотрении таксоцены преимущественно используется система жизненных форм. В тех же случаях, когда рассматривается сообщество, охватывающее множество видов из различных таксонов, в том числе и не разработанных с точки зрения биоморфологического разнообразия, то сочетание таксономической структуры с системой экологических групп является единственной возможностью описания структурно-функциональной организации сообщества на данном этапе развития науки.

Заключение к первой главе

Развитие понятия «жизненная форма» и появление множества классификаций жизненных форм обусловлено развитием экологии с ее системным подходом, и невозможностью использования заимствованных в биологии представлений о виде и принципов биологической систематики, сформированных в рамках редукционизма для изучения экологических систем и обобщения информации экологического содержания. Развитие учения о жизненных формах привело к проблеме биоморфо-таксономического несоответствия, ставшей одной из центральных проблем экологии. С учетом того, что в сообществе взаимодействуют жизненные формы, а не виды, описание структуры сообщества и ее динамики в таксономических терминах непродуктивно. Это порождает необходимость параллельного описания сообществ как в таксономических, так и в экологических терминах. В результате, описание сообщества, обычно, содержит описание таксономической

структуры и структуры экологической. Экологическая структура предполагает выделение или спектра жизненных форм, или экологических групп. Однако такое двойное описание не снимает проблемы биоморфо-таксономического несоответствия, не приводит к желаемому результату и также малопродуктивно, прежде всего, ввиду отсутствия единой содержательной основы понятия "жизненная форма", и субъективности выделения экологических групп.

Анализ содержания различных вариантов понятия "жизненной формы", имеющихся к настоящему времени в энтомологии, выявил тот факт, что в подавляющем большинстве исследований жизненная форма отождествляется с понятием "экологическая группа". При этом понятие "жизненная форма" развивалось как классификационное понятие. На современном этапе это порождает биоморфику, копирующую принципы биологической систематики и таким образом являющейся ее разделом. В рамках биоморфики жизненная форма – естественный род и в силу этого рассматривается как множество, как экологическая группа.

Эколого-морфологическое содержание жизненной формы в том виде как оно трактуется в настоящее время, есть не что иное, как замена произвольной системы адаптивных признаков, на основе которых выделяются экологические группы животных, на систему морфологических адаптаций. Замена одной системы признаков на другую не привносит ничего нового в понятие "жизненной формы" в сравнении с "экологической группой". Но замена системы экологических групп системой морфологических адаптаций и выделения на их основе групп организмов, определяемых как жизненные формы, вносит таксономические рамки в понятие "жизненной формы". В связи с этим, в энтомологии жизненные формы выделяются, обычно, в объеме отрядов или семейств. При этом, системы жизненных форм для разных таксономических групп насекомых строятся по разным основаниям, а жизненные формы, фактически являясь экологическими группами, описываются набором морфологических адаптаций. Следствием этого явилось

то, что неудовлетворительность таксономического описания сообщества проявляется и в случае, если описывается сообщество спектром жизненных форм.

Причина возникшего еще в середине прошлого века теоретического тупика в учении о жизненных формах кроется в редуccionно-морфологическом подходе. В рамках редуccionно-морфологической парадигмы жизненная форма представляется как множество, как группа. Данный подход вступает в противоречие с системным подходом, который подразумевает, что жизненная форма – системный элемент.

Последовательное рассмотрение жизненной формы как элемента надорганизменных систем приводит к тому, что жизненная форма может являться как элементом систем популяционно-видового уровня, так и сообществ, вступая в каждой из них в различные отношения и проявляя различные свойства. Вместе с этим, сама возможность того, что жизненная форма может быть элементом разных систем, предполагает с одной стороны наличие общего механизма их функционирования, с другой – наличие свойства у жизненной формы, обеспечивающего работу этого механизма. Это свойство и является основным содержанием жизненной формы.

Глава 2. Пространственный подход к построению системы жизненных форм (на примере опыта построения системы жизненных форм кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*))

Пространственный подход к познанию структуры биоразнообразия порожден морфолого-редуccionной парадигмой в тот момент, когда морфологический метод вышел за пределы изучения организменного уровня организации живой материи. Рассмотрение морфологии надорганизменных систем фактически и есть пространственный подход в описании биоразнообразия. В соответствии с тем, что морфологический метод одинаково применим к системам различного уровня, и является основой

пространственного подхода, на его основе возможно установление пространственной специфики жизненной формы.

Следует указать, что пространственный подход имеет множество интерпретаций. В ботанике пространственный подход обычно реализуется как рассмотрение геометрического пространства, осваемого различными жизненными формами растений (Кирпотин, 2005 б). Однако мы рассматриваем не только трехмерное геометрическое пространство, но и пространство экологическое. Экологическое пространство в экологии рассматривается как многомерное пространство экологических факторов, как экологическая ниша в хатчинском понимании.

Существенным свойством любой системы является ее внутренняя целостность. В любой системе ее структурные блоки должны не противоречить пространственному критерию системы. И каждый случай, когда мы сталкиваемся с пространственным несоответствием различных параметров системы, должен восприниматься нами как сигнал к тому, что эти параметры относятся к различным системам и к различным системным уровням организации биологических объектов.

Для выявления системно целостных объектов с позиций пространственного критерия нами проведено изучение основных морфофизиологических и этологических адаптаций различных стадий онтогенеза кокцинеллид и построена система их жизненных форм в рамках морфолого-редукционной парадигмы.

2.1. Кокцинеллиды (*Coleoptera, Coccinellidae*) как модельный объект

Среди гигантского многообразия насекомых, являющихся в большинстве наземных экосистем основой потоков вещества и энергии, кокцинеллиды занимают скромное место, не отличаясь высоким видовым разнообразием и большой биомассой. Мировая фауна семейства божьих коровок оценивается в 4200 видов, из которых на территории бывшего СССР обитает около 200 (Sasaji, 1972; Савойская, 1983). Несмотря на это, кокцинеллиды являются

неотъемлемым элементом большинства наземных как естественных, так и искусственных экосистем. Причина этого – в широкой экологической радиации семейства. Среди кокцинеллид имеются представители всех трофических групп с различным уровнем специализации за исключением разве что паразитов. При невысоком видовом разнообразии кокцинеллиды заселяют все ландшафтно-климатические зоны: от пустынь до тундры. При этом, имеется полный спектр стено- и эвритопности. Коровки заселяют все ярусы биогеоценозов и входят в экологические группы герпетобионтов, хортобионтов, тамно- и дендробионтов, при этом проявляя различную степень приуроченности как к ярусам обитания, так и к отдельным видам растений и типам почв. По широте экологической радиации данное семейство, вероятно, можно отнести к лидерам. Именно с широким экологическим разнообразием связано успешное применение различных представителей семейства в биологической борьбе с вредителями сельскохозяйственных культур. С точки зрения пригодности использования кокцинеллид, в биометодике коровки достаточно детально изучаются как у нас в стране, так и за рубежом (Савойская, 1983; I. Nodék, 1973; Iperti, 1987; Hattingh, 1989). Благодаря этим исследованиям накоплен обширный материал по биологии и экологии кокцинеллид, поэтому уровень экологической изученности семейства сегодня, наверное, один из самых высоких среди жуков. Еще одна важная особенность кокцинеллид – это яркая экологическая индивидуальность каждого вида коровок, что является следствием широкой экологической радиации в семействе при невысоком видовом разнообразии. Все это делает семейство кокцинеллид удобным объектом для решения общих проблем экосистематики.

Несмотря на активное изучение жизненных форм в энтомологии, для кокцинеллид варианты систем жизненных форм до наших исследований не были предложены (Пекин, 1992). Причина этого, по-видимому, кроется в придании наибольшего веса в выделении жизненных форм адаптивной морфологии и, в частности, габитуальным характеристикам. Кокцинеллиды считаются относительно однообразным по габитусу семейством (Савойская,

1983 а). Габитуальные типы выделены только для личинок кокцинеллид (Савойская, 1983 б, Набиулина, 1996). Тем не менее, внутри семейства выделялись группы по типам габитуса у имаго (Mulsant, 1845 – цитата по Sasaji, 1968). Проводилось морфометрическое изучение габитуса имаго в популяциях отдельных видов (Gatersleben, 1955), и даже выделены характерные для мезо- и гигрофильных видов габитуальные признаки, а также в общих чертах определены габитусы для некоторых триб и родов (Савойская, 1983а). Тем не менее, работы, специально посвященные изучению габитуального разнообразия кокцинеллид, немногочисленны (Пекин, 1992; Пекин, Чичков, 2002).

Кокцинеллиды традиционно изучаются, прежде всего, как активные агенты биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства. В связи с этим, среди многообразия имеющейся информации для данного семейства выделяются три главные направления изучения коровок: а) изучение зонального, биотопического и стациального распределения кокцинеллид: б) изучение вопросов, связанных с трофической специализацией коровок: в) влияние различных факторов внешней среды на выживаемость, плодовитость, скорость развития отдельных стадий онтогенеза. По каждому из этих основных направлений в изучении экологии кокцинеллид имеется обширный список как отечественных, так и зарубежных работ, обобщение которых проведено в работах Г.И. Савойской (1983а, б), Iablakoff-Khnzorian (1982), I. Hodek (1973), Ipertí (1987).

Результатом обобщения имеющихся сведений по экологии кокцинеллид явились классификации экологических групп кокцинеллид по трофике, ярусам обитания, типам зимовок (Hodek, 1962, 1966; Коломиец, Кузнецов, 1975; Савойская, 1983 а), по биотопическому и стациальному распределению (Савойская, 1961, 1965, 1974; Шарова, 1962; Тюмасева, 1979). Таким образом, уровень обобщения экологических свойств представителей семейства, на настоящий момент, ограничивается выделением экологических групп по отдельным экологическим параметрам.

Предложенная нами классификация имаго жизненных форм кокцинеллид, охватывающая видовое разнообразие коровок степной зоны Южного Урала и юга Западной Сибири (Пекин, Чичков, 2002), построена на основе концепции экологических групп, т. е. в рамках морфолого-редукционной парадигмы.

Так как современная система сбора и сохранения экологической информации построена по принципу экологической характеристики видов, то эколого-фаунистическое исследование – необходимая база для любого биоморфологического исследования.

2.1. Эколого-фаунистический обзор кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*) Урала и юга Западной Сибири

К настоящему моменту фауна кокцинеллид отдельных регионов России поучила достаточно полное освещение. Однако сведения эти разбросаны в большом количестве работ, что актуализирует фаунистические обобщения определенного уровня. Для кокцинеллид Дальнего Востока России такая работа проведена В.Н. Кузнецовым (1993). Эколого-фаунистическое обобщение сведений по кокцинеллидам европейской части нашло свое отражение в определителе семейства, составленного В.А. Заславским (1965), в работах В.П. Семьянова (1965, 1970), Н.И. Нефедова (1961, 1962) и Г.М. Поляковой (1970, 1977). Весьма полные сведения по фауне, экологии и биологии кокцинеллид Советского Союза приведены в монографиях Г.И. Савойской (1983 а, б). Вместе с этим, фауна коровок обширного региона Урала и Западной Сибири до сих пор не получила достаточного освещения в научной литературе.

2.1.1. Состояние эколого-фаунистических исследований кокцинеллид Урала и Западной Сибири

Первые фаунистические сведения по кокцинеллидам Урала содержатся в работах Ю.М. Колосова (1924, 1930). Ю.М. Колосовым наиболее тщательно проанализирована фауна коровок Среднего Урала (в объеме Пермской губернии согласно ее границам 1914 года). Для этого региона Ю.М. Колосов

приводит список из 28 видов кокцинеллид и данные фенологических наблюдений для четырех видов за период 1916-1928 гг. (Колосов, 1930).

Сведения по фауне кокцинеллид южных районов Уральского региона содержатся в работах Кобловой Т.А. (1984, 1987). Этим автором приводятся данные по встречаемости и обилию кокцинеллид в степных условиях Оренбургской области, где выявлен 31 вид. Материалы по фауне, биологии и стациальному распределению кокцинеллид Среднего Приуралья приведены в работах З.И. Тюмaseвой (1977, 1979 а, б, в). Для этого региона З.И. Тюмaseва приводит список из 42 видов коровок с подробным описанием их стациального распределения.

Данные по фауне кокцинеллид Южного Урала очень фрагментарны. Для башкирского Южного Урала имеются сведения по 26 видам коровок (Степанова, Гирфанова, Степанова, 1983). Список из 11 видов кокцинеллид приводится для заказника «Троицкий» (Есюнин, Козьминых, 1992). Кроме этого, фрагментарные сведения по экологии и биологии отдельных видов кокцинеллид Южного Урала и прилегающих территорий содержатся в работах З.И. Тюмaseвой (1983, 1984, 1987) и А.Ю. Малоземова (1987).

Наиболее полное обобщение по фауне и экологии кокцинеллид Южного Урала сделано в работе З.И. Тюмaseвой, А.В. Лагунова и В.П. Пекина (1984), где приведен список из 35 видов, относящихся к 24 родам, с описанием экологии, биологии и биотопической приуроченности жуков.

В сравнении с Уралом фауна кокцинеллид Западной Сибири изучалась более интенсивно. Но, несмотря на то, что начало изучению кокцинеллид Сибири было положено еще в начале века известной монографией Г.Г. Якобсона (1905-1915), сведения по фауне и экологии коровок этого обширного региона до сих пор не получили должного обобщения.

Различные регионы Сибири изучены неравномерно. Наиболее полные сведения по фауне и экологии кокцинеллид имеются для Тувы. Прежде всего, благодаря работам А.И. Черепанова (1956) и С.В. Шаровой (1962) для этого

региона приводится список из 58 видов кокцинеллид с подробным описанием их биотопического и стациального распределения.

Начало изучению кокцинеллид Восточной Сибири положено работами Ф.Г. Добржанского (1926, 1932), в которых приводится список кокцинеллид Якутии (23 вида), а также работой В.Н. Ермолаева (1930), где автор приводит список из 34 видов кокцинеллид окрестностей города Красноярска.

Фауне кокцинеллид северо-западного Прибайкалья посвящена работа О.В. Гусева и Г.И. Савойской (1961), в которой авторы приводят сведения по численности и биотопической приуроченности для 10 видов. Отрывочные сведения по кокцинеллидам этого региона приводятся в работах В.Н. Томиловой (1962, 1972), а также в работах А.С. Плешанова (1966), В.Н. Томиловой и Л.Н. Дубешко (1971). Последней обобщающей работой по фауне кокцинеллид Прибайкалья является работа В.Н. Томиловой и А.С. Плешанова (1977), где авторы обобщают сведения по фауне, экологии и распространению 52 видов кокцинеллид, известных для этого региона.

В сравнении с другими регионами Сибири фауна кокцинеллид юга Западной Сибири изучена значительно хуже. Первые сведения по фауне, экологии и биологии кокцинеллид этого региона содержатся в работе Г.И. Савойской (1961), проводившей свои сборы и наблюдения коровок в 1957-58 гг в окрестностях городов Томск и Новосибирск. В этой работе указаны 34 вида кокцинеллид, обитающие в юго-восточной части Западной Сибири. Благодаря работам И.Т. Филатовой (1965) и Р.Ф. Берестневой (1967), список кокцинеллид этого региона пополнился еще 5 видами.

Состав кокцинеллид горных лесов Саян и Кузнецкого Ала-Тау (42 вида) освещен Р.И. Земковой (1966).

Кокцинеллиды южной части Западной Сибири изучались И.Т. Филатовой с 1964 по 1969 гг. Автор приводит список, состоящий из 42 видов кокцинеллид, в который не вошли представители такой крупной и широко распространенной трибы как Scimnini (Филатова 1970 а). В последней работе, посвященной фауне кокцинеллид Обь-Енисейского междуречья, включая тувинские материалы,

И.Т. Филатова (1970б) приводит сведения для 49 видов кокцинеллид, при этом упускаются представители таких триб как Coccidulini, Bulaeini, Psilloborini, Hyperaspini и Scymnini, которые указывались для данного региона в более ранних работах (Савойская, 1961; Земкова, 1966).

Еще в 1983 году Г.И. Савойская, обобщая сведения по зональному и стациальному распределению кокцинеллид Советского Союза, указала на отсутствие достаточного материала по фауне коровок северных регионов, особенно северу Сибири (Савойская, 1983 а).

Сегодня, по истечении двадцати лет, ситуация осталась прежней, хотя по северу Уральского региона этот пробел отчасти восполнен благодаря энтомологическим исследованиям Ямала, проводившимся институтом экологии растений и животных Уральского научного центра (г. Екатеринбург). Работа З.И. Тюмасевой (1996): «Актуальные вопросы изучения кокцинеллид Урала», из-за большого количества ошибок, на наш взгляд, не может претендовать на обобщение фаунистических сведений по кокцинеллидам данного региона, несмотря на то, что часть этих ошибок была исправлена в ее монографии, посвященной кокцинеллидам Урала (Тюмасева, 2013). При этом надо отметить, что З.И. Тюмасева обошла вниманием существующие фаунистические сводки по кокцинеллидам Урала и юга Западной Сибири, а также данные по экологии кокцинеллид региональной фауны (Пекин, 1989, 1995; Пекин, Чичков 2002; Пекин, 2007). Таким образом, изыскания по фауне и экологии кокцинеллид Урала и Западной Сибири далеки от завершения и должны быть продолжены после обобщения накопленного до настоящего момента материала.

2.1.2. Методика работы и материал по изучению гидротермической валентности кокцинеллид в природе

Используемый в работе материал собирался автором в течение 30 лет (1982-2012). Основные сборы кокцинеллид проведены на территории семи областей России (Свердловская, Челябинская, Оренбургская, Курганская, Омская, Тюменская, Новосибирская), в Башкирии, а также на севере Казахстана

(Кустанайская, Кокчетавская, Павлодарская и Семипалатинская области).

Район сбора материала показан на рисунке 10.

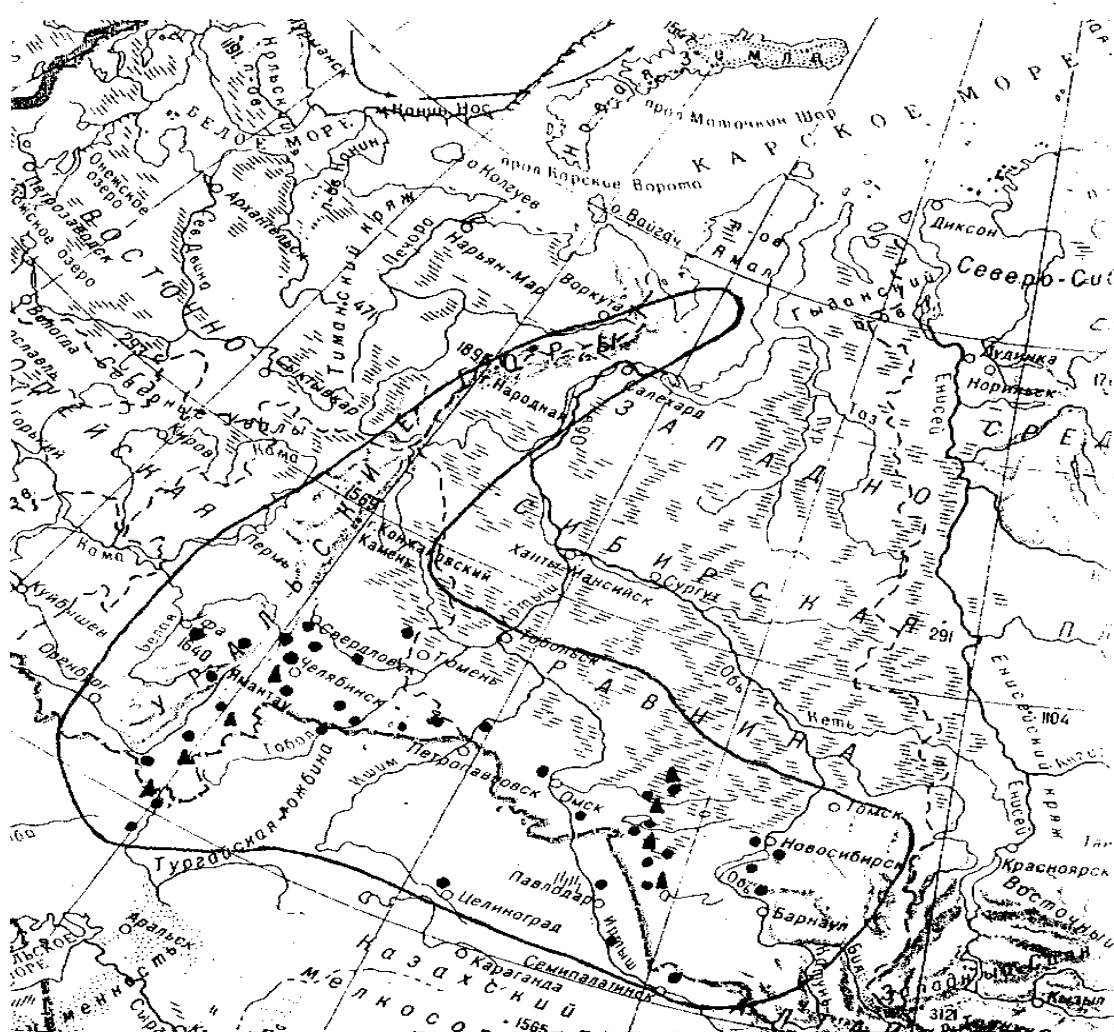


Рисунок 10 – Места сбора материала. ▲ – катены, ● – места количественных учетов кокциnellид, проведенных автором; линией обведен регион, в пределах которого собран рассматриваемый в работе материал

Сборы имаго жуков и учеты их численности проведены методом энтомологического кошения. Учеты численности кокциnellид проведены на 300 взмахов кошения стандартным энтомологическим сачком. Всего в работе использованы данные 1025 учетов, собрано и определено 10834 экземпляров имаго кокциnellид.

Кроме собственных сборов и анализа литературных данных автором обработана коллекция кокциnellид ИСиЭЖ СО РАН (г. Новосибирск), коллекции Ильменского государственного заповедника (куратор – Лагунов А.В.), просмотрены обширные коллекции кокциnellид Венгерского музея

естественной истории (г. Будапешт, куратор – Merkl Otto). Интересные материалы с Ямала предоставлены О.В. Коптеловым.

Для выявления экологических особенностей кокцинеллид, выделения экологических групп по отношению к гидротермическому фактору среды и сопоставления видов по уровню экологической пластичности на основе топологического анализа их популяций использованы два подхода: а) определение экологической пластичности через степень неравномерности биотопического распределения (Пекин, 1989); б) определение экологической пластичности по характеру распределения кокцинеллид на катене (Мордкович и др., 1985). С этой целью изучался характер распределения кокцинеллид вдоль экологических градиентов восьми катен, расположенных во всех ландшафтно-климатических зонах исследованного региона (рис. 13). Данные по гидротермической валентности кокцинеллид, полученные при полевых сборах и наблюдениях, подтверждены экспериментально в лаборатории (Пекин 1993; 1995; 1996 а, б, в). Экологические группы кокцинеллид выделялись не только на основе данных по биотопическому распределению, но и с учетом экоморфологических особенностей имаго жуков (Пекин, Чичков, 2002).

2.1.3. Зональное и биотопическое распределение кокцинеллид

В результате собственных сборов и с учетом достоверных литературных данных на Урале и юге Западной Сибири выявлено 64 вида кокцинеллид, относящихся к 30 родам. Видовой состав и общий характер ландшафтно-биотопического распределения кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири отражены в таблице 2.

Обследованная территория включает в себя элементы шести ландшафтно-климатических зон. Крайняя северо-восточная точка, где проводились наши сборы кокцинеллид (окрестности с. Биаза Новосибирской области), находится на юге зоны тайги (Западно-Сибирская таежная область, нарымская провинция) в полосе осиново-березовых западносибирских подтаежных лесов. Лесные массивы покрывают приречные увалы и небольшие повышения, поднимающиеся над болотами на 1-2 метра. Низменный рельеф и сильное

заболачивание определяет относительно невысокое биотопическое разнообразие с явным преобладанием гигрофитных стадий, что, несомненно, находит свое отражение в видовом составе кокцинеллид данного региона.

В подтаежной ландшафтно-климатической зоне наиболее типичны гигрофильные и мезо-гигрофильные виды кокцинеллид, такие как *Coccinella hieroglyphica*, *Synharmonia conglobata*, *Coccidula rufa*, *Anisosticta 19-punctata*, *Pullus haemorrhoidalis*, *Hippodamia 13-punctata*, *H. 7-maculata*, *Semiadalia notata*, *Thea 22-punctata*, *Calvia 14-guttata*. В подтайге эти виды наиболее многочисленны и встречаются почти во всех типах биотопов.

Виды: *Adonia variegata*, *Coccinella 7-punctata*, *C. 5-punctata*, *Propylaea 14-punctata*, *Harmonia axyridis* и *Tytthaspis lineola* – предпочитают открытые, относительно сухие биотопы и наиболее многочисленны на вершинах речных водоразделов, в агроценозах и по обочинам дорог.

Таблица 2

Ландшафтно-биотопическое распределение кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири

№ п/ п	ВИД	% от общих сборов (5521 особь)	ЛАНДШАФТНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ЗОНЫ И ОСНОВНЫЕ ТИПЫ БИОТОПОВ																													
			Горно-лесная зона						Подтайга				Северная лесостепь					Южная лесостепь				Колочная степь					Степи					
			Горная тундра	Ельники	Смешанные леса	Сосновые леса	Луга	Болота	Мелколиственные леса	Луга низинные	Болота травяные	Болота лесные	Березовые колки	Приколочные луга	Луга низинные	Болота травяные	Болота лесные	Степи луговые	Березовые колки	Приколочные луга	Болота травяные	Степи типичные	Березовые колки	Приколочные луга	Суходольные луга	Болота травяные	Степи типичные	Березовые колки	Суходольные луга	Болота травяные	Степи типичные	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
1	<i>Epilachna 28-maculata</i> Motsch.*		-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
2	<i>Subcoccinella 24-punctata</i> L.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
3	<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	12,6 4	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
4	<i>C. divaricata</i> Ol.	0,27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	
5	<i>C. quinquepunctata</i> L.	0,09	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	
6	<i>C. hieroglyphica</i> L.	0,23	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	
7	<i>C. trifasciata</i> L.*		-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
8	<i>C.transversoguttata</i> Fald.*		-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
9	<i>C. 11-punctata</i> L.		+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	
10	<i>Coccinula 14-pustulata</i> L.	6,66	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	+	

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
11	<i>C.sinuatomarginata</i> Fald.	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	
12	<i>Adalia 2-punctata</i> L.	0,27	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	
13	<i>A. 10-punctata</i> L.*		-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
14	<i>A. conglomerat</i> L.*		-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
15	<i>Synharmonia conglobata</i> L.	0,58	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	
16	<i>Propylaea 14-punctata</i> L.	5,49	-	-	+	+	+	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-
17	<i>Calvia 14-guttata</i> L.	0,07	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	
18	<i>C. 10-guttata</i> L.*		-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
19	<i>C. 15-guttata</i> Fabr.*		-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
20	<i>Mirrho 18-guttata</i> L.	0,07	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
21	<i>Neomysia oblongoguttata</i> L.		-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
22	<i>N. gebleri</i> Crotch.*		-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
23	<i>Anatis ocellata</i> L.	0,05	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
24	<i>Harmonia axyridis</i> Pall.	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
25	<i>H. 4-punctata</i> Pon T.	0,05	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	
26	<i>Aphidecta oblitterata</i> L.***		-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
27	<i>Sospita vigintiguttata</i> L.		-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
28	<i>Adonia variegata</i> Goez E.	21,2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	
29	<i>A. amoena</i> Fald.	0,03	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	
30	<i>A. arctica</i> Schneid		-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
31	<i>Hippodamia 13-punctata</i> L.	5,14	-	+	-	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-
32	<i>H. 7-makulata</i> Deg.	0,09	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33	<i>Semiadalia notata</i> Laich.	0,22	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	<i>S. 11-notata</i> Schneder.		-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35	<i>S. apicalis</i> Ws.*		-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
36	<i>Anisosticta 19-punctata</i> L.	13,62	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
37	<i>A. strigata</i> Thunb.		-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38	<i>Tytthaspis lineola</i> Gebl.	11,83	-	-	-	-	-	-	+	+		+	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-
39	<i>T. 17-guttata</i> L.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
40	<i>Bulaea lichatschovi</i> Hum.	0,38	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
41	<i>Thea 22-punctata</i> L.	12,08	-	+	+	+	+	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-
42	<i>Vibidia 12-guttata</i> Poda.	0,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
43	<i>Halyzia 17-guttata</i> L.	0,11	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-
44	<i>Coccidula rufa</i> Herbs T.	4,22	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
45	<i>C. unicolor</i> **	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
46	<i>C. scutellata</i> Herbst.	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
47	<i>Chilocorus 2-pustulatus</i> L.	0,39	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
48	<i>Ch. renipustulatus</i> Sciriba.	0,02	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
49	<i>Exochomus semenovi</i> Ws.**	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
50	<i>E. 4-pustulatus</i> L.		-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
51	<i>E. melanocephalus</i> Zubk.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
52	<i>E. flavipes</i> Thunb.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
53	<i>Hyperaspis reppensis</i> Herbst.	0,14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+
54	<i>Oxynychus erythrocephalus</i> F.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
55	<i>Stethorus punctillum</i> Ws.	0,27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
56	<i>Scymnus apetzi</i> Muls.	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
57	<i>S. frontalis</i> Fabr.	0,13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+
58	<i>S. nigrinus</i> Kug.		-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
59	<i>Pullus haemorrhoidalis</i> Herbst.	0,83	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-		+	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-
60	<i>P. ferrugatus</i> Moll.*		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+
61	<i>Nephus redtenbacheri</i> Muls.	2,34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-
62	<i>N. bipunctatus</i> Kug.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
63	<i>S. pusillus</i> Sav.**	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
64	<i>Sidis biflammulatus</i> Motsch.**	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
65	<i>Brumus octosignatus</i> Gebl		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+

Примечание: * – виды указываются по литературным данным; ** – виды, впервые обнаруженные в данном регионе автором; *** – вероятно, вид ошибочно приведен для данного региона (Тюмасева, Лагунов, Пекин, 1983) и вошел в фаунистические сводки в результате ошибочного определения Пекиным В.П.

Виды: *Anatis ocellata*, *Myrrha 18-guttata* – связаны с древесным ярусом. *Myrrha 18-guttata* более часто встречалась на сосне.

Всего в подтаежной ландшафтно-климатической зоне нами обнаружено 19 видов кокцинеллид (таблица 2).

Лесостепная зона (лесостепная область Западной Сибири, Ишимско-Барабинская провинция) характеризуется наличием ложино-гривистого рельефа, являющегося системой древних ложбин стока. Высота грив, обычно, достигает 2-5 метров. К широким ложинам приурочены озера, болота и солончаковые луга. Наличие плоскоравнинного рельефа и близкое к поверхности залегание водоупора благоприятствует заболачиванию и засолению почв. Большое разнообразие почвенного состава обуславливает сложность облика растительного покрова и высокое биотопическое разнообразие. В пределах Ишимско-Барабинской провинции лесостепной области Западной Сибири выделяются южная и северная лесостепные ландшафтно-климатические зоны.

Основными ландшафтными элементами северной лесостепи являются осиново-березовые колки, остепненные разнотравные луга с преобладанием влаголюбивого разнотравья и заболоченные участки с зарослями тростника и осок. В осиново-березовых колках и на приколочных лугах в северной лесостепи обнаружено 15 видов кокцинеллид. Это, прежде всего, лесные мезофиллы: *Thea 22-punctata*, *Synharmonia conglobata*, *Calvia 14-guttata*, *Myrrha 18-guttata*, *Harmonia 4-punctata*. В этих же биотопах обнаружены луговые мезофиллы: *Semiadalia notata*, *Propylaea 14-punctata*, *Coccinula 14-pustulata*, *Pullus haemorrhoidalis*, *Nephus redtenbacheri*. На приколочных лугах многочисленны также степные мезофиллы: *Coccinella 7-punctata*, *C. 5-punctata*, *Tytthaspis lineola* – и ксерофилы: *Adonia variegata* и *Scymnus frontalis*.

Более разнообразна (16 видов) фауна кокцинеллид пойменных лугов с обильным разнотравьем. Здесь обнаружены представители группы лесных мезофиллов: *Thea 22-punctata*, *Synharmonia conglobata*, *Anatis ocellata*, – луговых мезофиллов: *Propylaea 14-punctata*, *Semiadalia notata*, *Coccinula 14-*

pustulata, *Pullus haemorrhoidalis*. Весьма многочисленны представители гигрофилов: *Hippodamia 13-punctata*, *H. 7-maculata*, *Anisosticta 19-punctata*, *Coccinella hieroglyphica*. На луговом разнотравье северной лесостепи обнаружены степные мезофиллы: *Coccinella 7-punctata*, *C. 5-punctata*, *Tytthaspis lineola* – и ксерофил – *Adonia variegata*.

На заболоченных участках с зарослями тростника, рогоза, камыша и осоки наиболее многочисленна группа гигрофильных кокцинеллид: *Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata* и *Coccidula rufa*. Кроме того, в биотопах этого типа были обнаружены луговой мезофилл – *Pullus haemorrhoidalis* и степной мезофилл – *Coccinella 5-punctata*.

Всего в северной лесостепи зафиксирован 21 вид кокцинеллид.

Для южной лесостепи характерна более высокая засоленность почв и преобладание разнотравно-полынно-типчаковой степи в сравнении с другими элементами ландшафта. В южной лесостепи появляется целый ряд видов, характерных для южной фауны степей и полупустынь. Здесь проходит северная граница распространения *Bulbea lichatchovi*, являющегося типичным представителем фауны лессовых, песчаных и солончаковых пустынь. На юге лесостепной зоны этот вид приурочен к лугам со сведой и лебедой, формирующихся на солончаках.

В степных биотопах южной лесостепи появляется ксерофил – *Hyperaspis reppensis*, также являющийся типичным представителем фауны степей и полупустынь (Савойская, 1983). В южной лесостепи значительно возрастает численность ксерофила – *Adonia variegata* и степных мезофиллов: *Coccinella 7-punctata*, *C. 5-punctata*, *Tytthaspis lineola*, занимающих здесь почти все открытые степные биотопы.

В колках и на приколочных лугах обнаружены такие лесные мезофиллы как *Vibidia 12-guttata*, *Halyzia 17-guttata*, *Chilocorus 2-pustulatus*, *Ch. renipustulatus*. Многочисленный на лугах в более северных районах вид *Thea 22-punctata*, в южной лесостепи сконцентрирован в березовых колках. В группе

гигрофилов появляется *Coccidula unicolor*, а *C. rufa* и *Anisosticta 19-punctata* становятся более многочисленными.

Всего в южной лесостепи обнаружено 26 видов, а в лесостепной зоне в целом 29 видов кокцинеллид, относящихся к 22 родам.

В степной зоне (степная область Западной Сибири и северного Казахстана, Западно-Сибирская провинция) выделяются две ландшафтно-климатические зоны: колючей степи и типичной степи. Колючая степь является переходной полосой между лесостепью и степью и представляет собой обширное пространство разнотравно-полынно-типчаковых степей с небольшими березовыми колками.

Фауна кокцинеллид степной зоны еще более разнообразна, чем в лесостепи. Здесь обнаружено 38 видов кокцинеллид, относящихся к 25 родам. В этом регионе встречаются как типично степные виды, так и лесные, полупустынные и пустынные виды.

К видам, занимающим зональные степные биотопы и являющимся специфическими степными видами, относятся *Adonia amoena*, *Tytthaspis lineola*, *T. 17-guttata*, *Oxynychus erythrocephalus* и *Subcoccinella 24-punctata*. В сибирских степях довольно велика группа видов, характерных для южных казахстанских и европейских степей. Это такие виды, как *Adonia variegata*, *Coccinula 14 -pustulata*, *C. sinuatomarginata*, *Scymnus apetzi*, *S. frontalis*, *Bulaea lichatschovi*. Виды: *Exochomus semenovi*, *Coccinula 14-pustulata*, *Oxynychus erythrocephalus*, *Bulaea lichatschovi*, *Scymnus pusillus* – типичны для лесовых и песчаных пустынь (Савойская, 1983). Для фауны кокцинеллид западносибирских степей характерно крупное ядро видов, типичных для зоны тайги и лесостепей и проникающих в степную зону с севера по азональным биотопам. Эта группа видов характерна, прежде всего, для колючей степи. В нее входят *Coccinella hieroglyphica*, *Synharmonia conglobata*, *Harmonia axyridis*, *H. 4-punctata*, *Semiadalia notata*, *Vibidia 12-guttata*, *Calvia 14-guttata*, *Halyzia 17-guttata*, *Anatis ocellata*, *Chilocorus 2-pustulatus*.

В степи наиболее богата видами группа мезофиллов (23 вида). Группа лесных мезофиллов, встречающихся в основном в березовых колках и на приколочных лугах, представлена такими видами, как *Thea 22-punctata*, *Adalia 2-punctata*, *Synharmonia conglobata*, *Harmonia axyridis*, *H. 4-punctata*, *Semiadalia notata*, *Vibidia 12-guttata*, *Calvia 14-guttata*, *Halyzia 17-guttata*, *Anatis ocellata*, *Chilocorus 2-pustulatus*.

Из группы луговых мезофиллов, заселяющих агроценозы, приколочные луга, пойменные луга и луговые степи в степной зоне, обнаружены *Coccinella 5-punctata*, *Coccinula 14-pustulata*, *Propylaea 14-punctata*, *Adonia amoena*, *Stetthorus punctillum*, *Pullus haemorrhoidalis*, *Subcoccinella 24-punctata*.

Группа степных мезофиллов представлена *Coccinella 7-punctata*, *C. divaricata*, *Tytthaspis lineola*, *T. 17-guttata*, *Nephus redtenbacheri*. В степной зоне представители этой группы отдают предпочтение мезофитным станциям в открытых степных биотопах.

Группа гигрофилов включает виды *Coccinella hieroglyphica*, *Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata*, *Coccidula rufa*, *C. scutellata*. По характеру биотопического распределения в степной зоне эти виды становятся стенотопными, и основная масса жуков концентрируется в околородных биотопах.

К наиболее прогреваемым ксерофитным станциям степных биотопов приурочены ксерофилы: *Adonia variegata*, *Coccinula sinuatomarginata*, *Exochomus semenovi*, *Hyperaspis reppensis*, *Scymnus apetzi*, *S. frontalis*, *Oxynichus erythrocephalus*.

Таким образом, фауна кокцинеллид степной зоны Западной Сибири (особенно ее северная часть) характеризуется видовым составом смешанного типа, что связано с проникновением крупной группы лесных видов с севера и видов, характерных для полупустынь, — с юга. Этим объясняется высокое разнообразие кокцинеллид в степном ландшафте (38 видов) по сравнению с другими ландшафтами.

Сходная картина наблюдается и на юге степной зоны Южного Урала. Благодаря высокому биотопическому разнообразию, возникающему на сложном рельефе предгорных районов, группа ксерофильных видов кокцинеллид, характерных для лессовых пустынь, проникает далеко на север по степным биотопам вдоль восточного склона Уральских гор. В эту группу входят такие виды, как *Coccinella undecimpunctata*, *Exochomus melanocephalus*, *E. flavipes*, *Hyperaspis reppensis*, *Brumus octosignatus*, *Oxynychus erythrocephalus*. Последний вид встречается вплоть до Южноуральска (Челябинская область) – южная граница лесостепной зоны. Напротив, с севера по вершинам гор далеко на юг продвигаются виды *Adonia arctica* и *Anisosticta strigata*, характерные для северной фауны. Западный склон Южного Урала покрыт широколиственными лесами, где складывается своеобразный комплекс кокцинеллид, включающий такие виды, как *Adalia 10-punctata*, *Aphidecta oblitterata*, *Sospita 20-guttata*. Весьма любопытно указание для Башкирского Южного Урала такого вида, как *Bulaea lichatschovi*, обычного в степной зоне юга Западной Сибири и постепенно вырождающегося с продвижением на запад (Степанова, Гирфанова, Степанова, 1983). В степной зоне Южного Урала (Челябинская область) этот вид пока не обнаружен. В результате смешения элементов фаун кокцинеллид европейских и сибирских лесов, проникновения на Южный Урал крупного ядра видов полупустынь и элементов северной фауны кокцинеллид, на Южном Урале известны 57 видов кокцинеллид.

Во всех ландшафтно-климатических зонах Урала и юга Западной Сибири встречаются 11 видов кокцинеллид. Это *Coccinella 7-punctata*, *Synharmonia conglobata*, *Propylaea 14-punctata*, *Calvia 14-guttata*, *Adonia variegata*, *Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata*, *Thea 22-punctata*, *Coccidula rufa*, *Pullus haemorrhoidalis*. К наиболее многочисленным видам кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири относятся *Coccinella 7-punctata*, *Propylaea 14-punctata*, *Adonia variegata*, *Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata*, *Thea 22-punctata*, *Coccidula rufa*, *Coccinula 14-pustulata*, *Nephus redtenbacheri* и *Pullus*

haemorrhoidalis. Все эти виды превышали по численности 0,83 % от общих сборов (таблица 2).

2.2. Топозэкологические группы кокцинеллид

По характеру биотопической приуроченности в условиях юга Западной Сибири все обнаруженные виды кокцинеллид объединяются в следующие экологические группы: а) ксерофилы (6 видов) – обитатели ксерофитных стадий степных биотопов: *Adonia variegata*, *Exochomus semenovi*, *Hyperaspis reppensis*, *Coccinula sinuatomarginata*, *Oxynychus erythrocephalus*, *Scymnus apetzi*; б) степные мезофилы (11 видов) – обитатели суходольных лугов: *Coccinella 7-punctata*, *C. 5-punctata*, *C. divaricata*, *Tytthaspis lineola*, *T. 17-guttata*, *Bulaea lichatschovi*, *Stetthorus punctillum*, *Scymnus frontalis*, *S. pusillus*, *Nephus redtenbacheri*, *Sidis biflammulatus*; в) луговые мезофилы (7 видов) – обитатели пойменных лугов: *Epilachna 28-maculata*, *Subcoccinella 24-punctata*, *Coccinula 14-pustulata*, *Propylaea 14 -punctata*, *Adonia amoena*, *Pullus haemorrhoidalis*, *Semiadalia notata*; г) лесные мезофилы (21 вид) – обитатели лесов: *Coccinella trifasciata*, *C. transversoguttata*, *Adalia 2-punctata*, *A. 10-punctata*, *Synharmonia conglobata*, *Calvia 14-guttata*, *C. 10-guttata*, *Myrrha 18-guttata*, *Neomysia oblongoguttata*, *N. gebleri*, *Anatis ocellata*, *Harmonia axyridis*, *H. 4-pinctata*, *Exochomus 4-pustulatus*, *Semiadalia apicalis*, *Thea 22-punctata*, *Vibidia 12-guttata*, *Halyzia 17-guttata*, *Chilocorus 2-pustulatus*, *Ch. renipustulatus*; д) гигрофилы (7 видов) – обитатели гигрофитных стадий околородных биотопов: *Coccinella hieroglyphica*, *Hippodamia 13-punctata*, *H. 7-maculata*, *Anisosticta 19-punctata*, *Coccidula rufa*, *C. unicolor*, *C. scutellata*.

86% видов от обнаруженных в регионе являются активными хищниками, способными уничтожать тлей, трипсов и паутиных клещей. Три вида (*Epilachna 28-punctata*, *Subcoccinella 24-punctata* и *Bulaea lichatschovi*) являются фитофагами, не имеющими в данном регионе хозяйственного значения, и 4 вида (*Tytthaspis lineola*, *Thea 22-punctata*, *Vibidia 12-guttata*, *Halyzia 17-guttata*) – мицетофагами.

2.3. Распределение кокцинеллид в природных градиентах среды

Принцип предпочтения видами определенных экологических условий лежит в основе выявления видового экологического стандарта как в условиях эксперимента, так и в природных условиях (Мордкович, Волковинцер, 1973; Coddere, Tourher, 1988).

Изменение экологических условий в природе носит градиентный характер. Наиболее удобный градиент экологических условий для выяснения характера экологических претензий видов возникает на катене, а отношение видов к катенному экологическому градиенту можно оценить, изучая порядок перераспределения числа особей внутри системы деменов популяции. Катенный подход дает возможность проследить зональные и сезонные изменения в наборе предпочитаемых видов биогеоценозов, что позволяет выделить пределы его адаптивных возможностей (Мордкович, Шатохина, Титлянова, 1985).

2.3.1. Особенности размещения кокцинеллид на катене

В природных градиентах характер размещения кокцинеллид изучался на катенах трех природных зон Новосибирской области: таежной (подтаежная подзона, окрестности с. Биаза), лесостепной (окрестности с. Кожевниково и с. Широкая Курья) и степной (подзона разнотравно-дерновинно-злаковой степи, окрестности г. Карасука). Стандартизация катен проведена по схеме В.Г. Мордковича (1985). Геоморфологический профиль, градиент температуры и влажности изученных катен показаны на рисунке 11 и отражены в таблице 3.

Из всего комплекса экологических условий катены, определяющих пространственный рисунок размещения кокцинеллид, нами рассматривалось действие гидротермического и трофического факторов с целью выделения экологических групп коровок по этим параметрам.

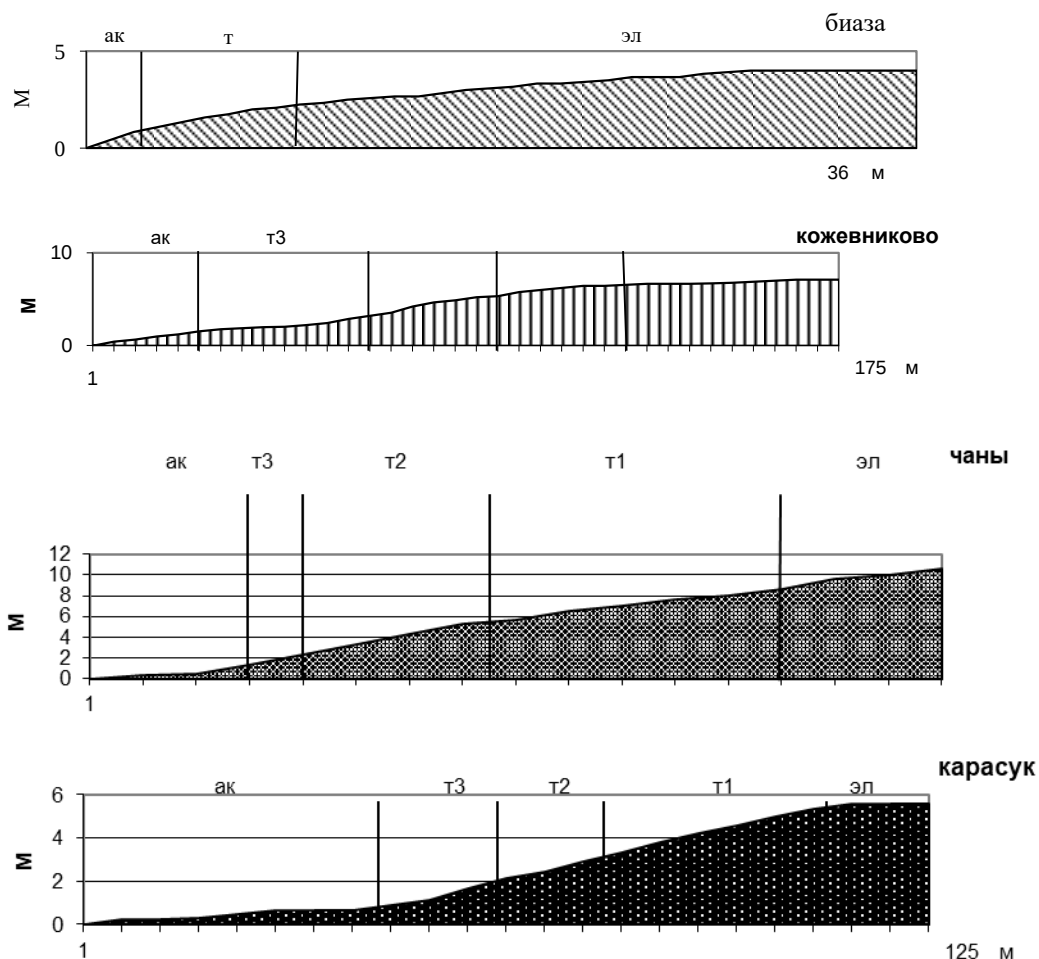


Рисунок 11 – Геоморфологические профили катен

Таблица 3

Средние значения температуры и влажности воздуха вдоль профиля катен

КАТЕНЫ	Биогеоценоз				
	ЭЛ	Т1	Т2	Т3	АК
Карасук (подзона разнотравно-дерновинно-злаковой степи, окрестности г. Карасука)	26/35	25/40	25/40	24/40	23/43
Чаны (лесостепная зона с. Широкая Курья)	24/40	25/45	25/50	24/51	22/69
Биаз (подтаежная подзона, окрестности с. Биаза)	24/42	24/50	23/58	23/65	22/68

Изучение характера размещения кокцинеллид в цепочке биогеоценозов (БГЦ) катены показало, что наиболее ярко предпочтение определенных позиций катены выражено у гигрофильных и ксерофильных видов кокцинеллид. Ксерофильные виды: *Coccinula sinuatomarginata*, *Hypraspis reppensis*, *Scymnus apetzi* – в течение всего периода учетов коровок на катенах

были обнаружены только в ЭЛ и Т1 БГЦ катен. Гигрофильные виды кокцинеллид, такие как *Hippodamia 13-punctata*, *Coccidula rufa*, *Anisosticta 19-punctata*, отдают явное предпочтение наиболее влажным (Ак и Т3) БГЦ катены. Мезофиллы: *Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*, *Bulaea lichatstchovi*, *Thea 22-punctata* – и ксерофил – *Adonia variegata* распределены вдоль экологического профиля катены более равномерно (таблица 4).

Таблица 4

Топическое распределение кокцинеллид на катене «Карасук»

В И Д	экологическая группа	Биогеоценоз				
		ЭЛ	Т1	Т2	Т3	АК
<i>Coccinula sinuatomarginata</i> Fald.	К	100*				
<i>Scymnus frontalis</i> Fabr.	СМ	100				
<i>Sc. apetzi</i> Muls.	К		100			
<i>Hyperaspis reppensis</i> Herbst.	К		100			
<i>C. divaricata</i> Ol.	СМ		100			
<i>Coccinula 14-pustulata</i> L.	ЛМ	50		50		
<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	СМ	5	41	36	18	
<i>Adonia variegata</i> Goeze.	К	23	34	22	20	1
<i>Tytthaspis lineola</i> Gebl.	СМ		17	17	33	33
<i>Bulaea lichatschovi</i> Hum.	СМ	7		10	69	14
<i>Thea 22-punctata</i> L.	ЛМ		25	50	25	
<i>Propylaea 14-punctata</i> L.	ЛМ		40		40	20
<i>Hippodamia 13-punctata</i> L.	Г		28	7	37	28
<i>Semiadalia notata</i> Laich.	ЛМ				100	
<i>Coccidula rufa</i> Herbst.	Г				23	77
<i>C. scutellata</i> Herbst.	Г					100
<i>Anisosticta 19-punctata</i> L.	Г					100

Примечание: * – проценты от общих сборов данного вида на катене; К – ксерофилы; СМ – степные мезофиллы; ЛМ – луговые мезофиллы; Г – гигрофилы.

Размещение кокцинеллид вдоль профиля катены сильно зависит также от характера распределения жертв. В ряде случаев трофический фактор является решающим (рис. 12).

Распределение в ряду БГЦ катены экологически пластичных видов, таких как *Coccinella 7-punctata* и *Adonia variegata*, как правило, определяется трофическим фактором, так как существующий на катене перепад температуры и влажности воздуха является недостаточным для ограничивающего действия.

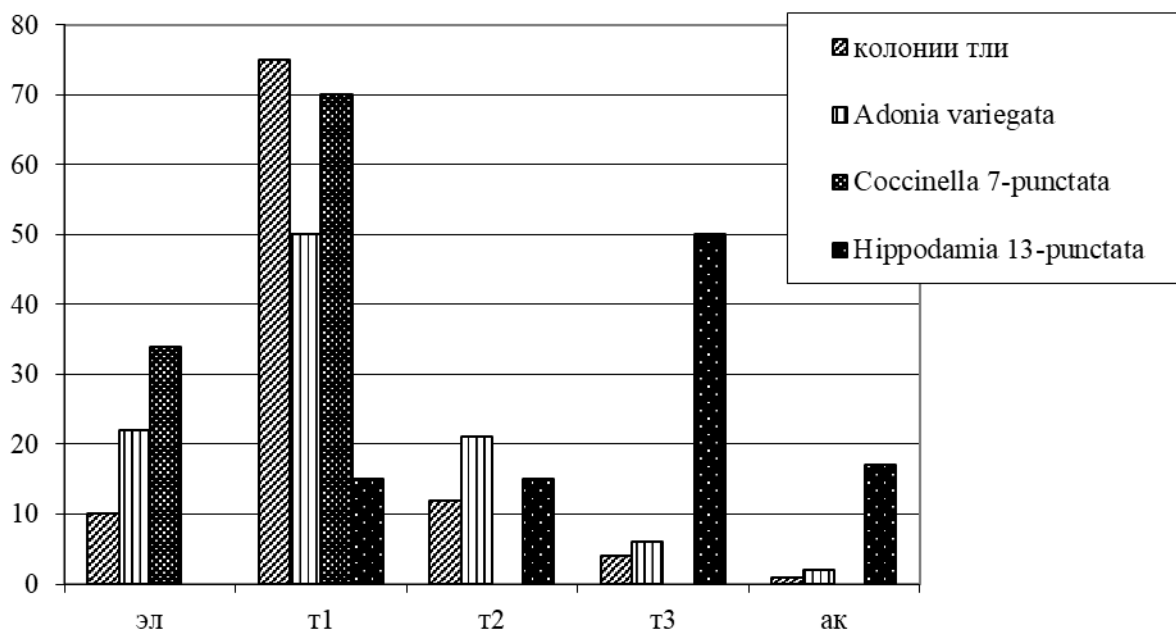


Рисунок 12 – Распределение кокцинеллид на катене «Карасук» в зависимости от трофического фактора

Проследить зависимость пространственного размещения этих видов от абиотического фона катены можно только на тех катенах, где трофический фактор нивелирован. Ксерофильные виды, такие как *Hyperaspis reppensis* или гигрофилы, такие как *Coccidula rufa*, *Anisosticta 19-punctata*, *Hippodamia 13-punctata*, более подвержены действию абиотического фона катены, в связи с чем, характер их распределения в меньшей мере определяется распределением жертв.

2.3.2. Сезонные и широтно-зональные изменения топического распределения кокцинеллид на катене

Степень экологической пластичности кокцинеллид проявляется на катене, как склонность к мобильному характеру биотопического распределения, и в степени предпочтения определенного БГЦ катены. Среди кокцинеллид наиболее консервативными в выборе БГЦ катены оказались гигрофилы: *Anisosticta 19-punctata*, *Coccidula scutellata*, *C. rufa* – и ярко выраженные ксерофилы: *Coccinula sinuatomarginata*, *Hyperaspis reppensis*. *Anisosticta 19-punctata* и *Coccidula rufa* в течение сезона не меняют предпочитаемого БГЦ катены, оба вида отдают явное предпочтение АК и ТЗ

БГЦ. Сезонные изменения в порядке эксплуатации топического фонда катены у этих видов заключается в изменении числа БГЦ, в которых они встречаются, т. е. в изменении степени предпочтения определенного БГЦ, но смещения положения основного ядра популяции вдоль катены в течение сезона не происходит.

Более мобильны в выборе предпочитаемого БГЦ в течение сезона виды, тяготеющие к транзитным позициям катены. Например, *Adonia variegata* или *Coccinella 7-punctata* в течение сезона способны к смене предпочитаемой позиции катены (рис. 10).

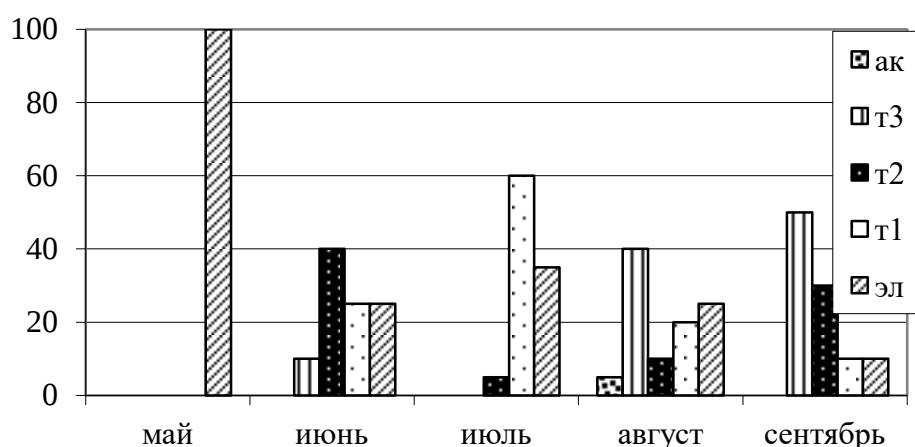


Рисунок 13 – Сезонное изменение характера распределения *Adonia variegata* Goeze вдоль экологического профиля катены «Карасук»

Сезонные изменения в порядке эксплуатации топического фонда катены близки по своему механизму к изменениям в распределении в широтно-зональном ряду катен. Смена предпочитаемой позиции в широтно-зональном ряду катен хорошо выражена у экологически пластичных видов кокцинеллид, таких как *Adonia variegata* или *Coccinella 7-punctata*. У стенобионтов, таких как *Coccidula rufa*, зональная смена позиций катены в пределах данного отрезка зонального градиента не выражена (рис. 14).

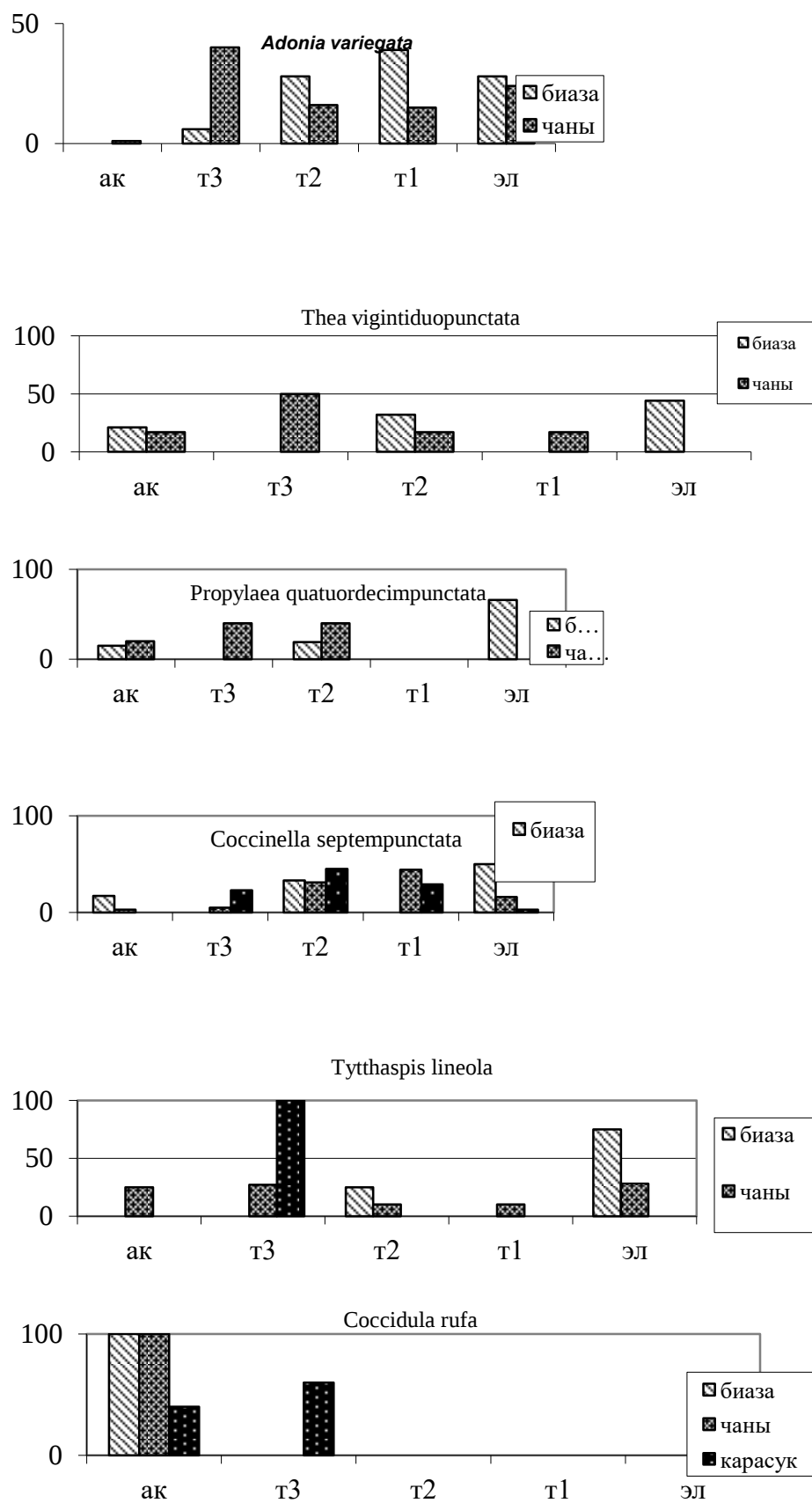


Рисунок 14 – Смена предпочитаемого биогеоценоза в зональном ряду катен различными видами кокциnellид

Типичные гигрофилы: *Coccidula rufa* или *Anisosticta 19-punctata* от зоны степей до подтайги отдают явное предпочтение АК БГЦ (травяное болото), а ксерофилы, такие как *Hyperaspis reppensis*, – эллювиальному.

Таким образом, по характеру распределения на катене в зависимости от уровня экологической специализации выделяются две основные группы видов кокцинеллид. В первую группу входят относительно стенобионтные виды с повышенной требовательностью к гидротермическому фактору, такие как гигрофилы: *Coccidula rufa*, *C. scutellata*, *Anisosticta 19-punctata* – и ксерофилы: *Hyperaspis reppensis*, *Coccinula sinuatomarginata*, *Scymnus apetzi*. Эти виды характеризуются четкой приуроченностью к АК или ЭЛ БГЦ катены на протяжении всего сезона и в широтно-зональном ряду катен. Степень предпочтения БГЦ катены, выражаемая в процентах от общей численности жуков во всех занимаемых БГЦ, у этих видов колеблется от 100 до 60%. Данная группа разбивается на две топо-экологические группы: гигрофилов и ксерофилов.

Вторая группа объединяет относительно экологически пластичных видов, как правило, мезофилов, таких как *Propylaea 14-punctata*, *Thea 22-punctata*, *Tytthaspis lineola*, *Coccinella 7-punctata*, или ксерофилов (*Adonia variegata*). Эти виды характеризуются высокой мобильностью в выборе предпочитаемых БГЦ катены в течение сезона и в широтно-зональном ряду катен. Степень предпочтения БГЦ катены у этих видов обычно ниже 60%. Все эти виды входят в одну топо-экологическую группу мезофилов.

2.4. Равномерность биотопического распределения кокцинеллид как показатель их эврибионтности

Обычно, вид определяют как эврибионтный на основании его широкого распространения и большого разнообразия занимаемых им стадий (Савойская, 1983). Пространственное распределение кокцинеллид изучалось многими авторами (Turchin, 1987; Арефин, Ивлиев, 1988). Однако, попытки сопоставления экологической пластичности на основании изучения общего

характера пространственного распределения насекомых немногочисленны (Мордкович и др., 1985; Пекин, 1989, 1992).

Видоспецифичность реакции кокцинеллид на пространственную неоднородность внешней среды, выражающаяся в различиях степени агрегированности распределения коровок, явилась объектом нашего изучения. Наиболее приемлемым для выявления степени неравномерности биотопического распределения кокцинеллид по результатам энтомологического кошения оказался показатель (V), предложенный В.С. Смирновым (1970) (Пекин, 1989). Расчеты степеней неравномерности распределения коровок в природных градиентах среды проведены для 30 видов коровок (таблица 5).

Образование различных скоплений особей одного вида определяется, с одной стороны, внешними причинами (неоднородность среды и биотические контакты), с другой – экологическим стандартом вида. Сохранение различия степеней неравномерности биотопического распределения разных видов кокцинеллид (таблица 5) в едином наборе биотопов, вероятно, является следствием наличия различных экологических стандартов у сравниваемых видов.

Если расположить изучаемые виды коровок в ряд по возрастанию степени контагиозности распределения (таблица 5), то из анализа ряда видно, что наименьшую степень неравномерности биотопического распределения имеют виды *Coccinella 7-punctata* ($V = 227$), *Adonia variegata* ($V = 239$) и *Coccinula 14-pustulata* ($V = 237$), которые встречаются во всех изученных зонах и занимают подавляющее число биотопов. Напротив, виды стенобионтные, например, имеющие узкую трофическую специализацию (*Stetthorus punctillum*, *Vibidia 12-guttata*, *Halyzia 17-guttata*, *Chilocorus 2-pustulatus*, *Ch. renipustulatus*) или повышенную требовательность к условиям влажности (*Anisosticta 19-punctata*, *Coccinula sinuatomarginata*), имеют высокие значения показателя неравномерности биотопического распределения.

Таблица 5

Значение степеней неравномерности биотопического распределения массовых видов кокцинеллид

Вид	V
<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	227
<i>Adonia variegata</i> Goeze.	237
<i>Bulaea lichatschovi</i> Hum.	239
<i>Coccidula rufa</i> Herbst.	263
<i>Propylaea 14-punctata</i> L.	272
<i>Harmonia 4-punctata</i> Pont.	284
<i>Harmonia axyridis</i> Pall.	284
<i>Thea 22-punctata</i> L.	312
<i>Tytthaspis lineola</i> Gebl.	316
<i>Adalia 2-punctata</i> L.	369
<i>Hippodamia 13-punctata</i> L.	433
<i>Synharmonia conglobata</i> L.	435
<i>Coccinella divaricata</i> Ol.	456
<i>Coccinella hieroglyphica</i> L.	576
<i>Coccinella quinquepunctata</i> L.	598
<i>Scymnus frontalis</i> Fabr.	598
<i>Semiadalia notata</i> Laich.	771
<i>Anisosticta 19-punctata</i> L.	775
<i>Pullus haemorrhoidalis</i> Herbst.	786
<i>Stethorus punctillum</i> Ws.	799
<i>Vibidia duodecimguttata</i> Poda.	834
<i>Halyzia 17-guttata</i> L.	834
<i>Hyperaspis reppensis</i> Herbst.	855
<i>Chilocorus 2-pustulatus</i> L.	980
<i>Coccinula sinuatomarginata</i> Fald.	1042
<i>Chilocorus renipustulatus</i> Scriba.	1118
<i>Coccidula scutellata</i> Herbst.	1118
<i>Calvia 14-guttata</i> L.	1385

Таким образом, прослеживается связь между неравномерностью биотопического распределения кокцинеллид и их экологическими особенностями. Т. е. для более экологически пластичных видов кокцинеллид, в сравнении со стенобионтами, характерно более равномерное распределение в природных градиентах среды.

Гигропреферентные реакции кокцинеллид отличаются стабильностью и во многом определяют зональный и биотопический характер распределения (Пекин, 1996 а). Сравнение степени неравномерности биотопического распределения у представителей различных экологических групп коровок, выделенных по гигропреферендумам, (рис. 15) показывает, что высокая экологическая пластичность свойственна мезофильным кокцинеллидам.

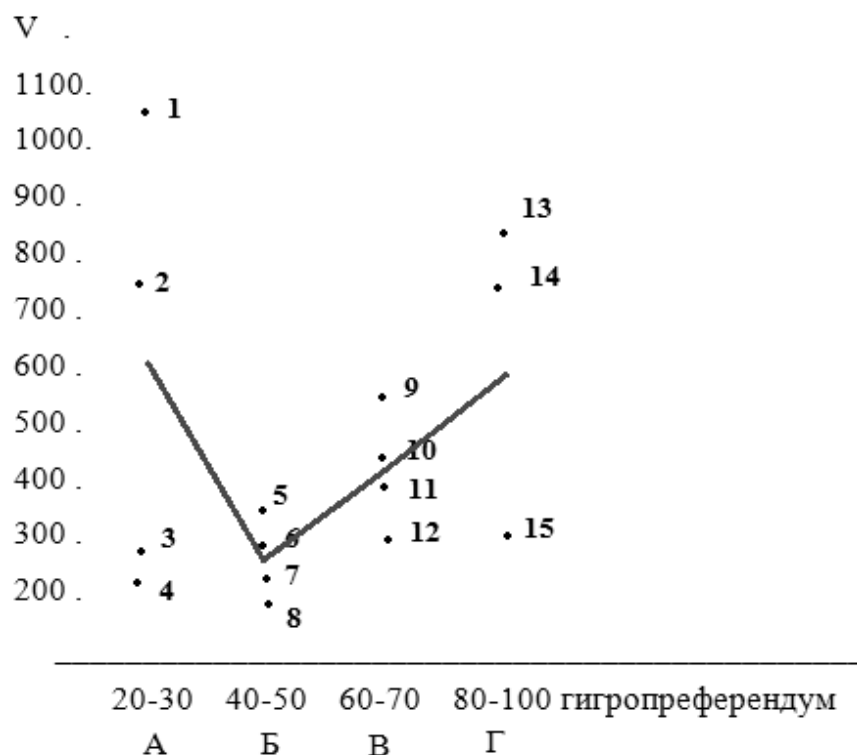


Рисунок 15 – Сравнение степеней неравномерности биотопического распределения (V) среди представителей различных экологических групп кокцинеллид: А – ксерофилы; Б – ксеро-мезофилы; В – гигро-мезофилы; Г – гигрофилы. 1 – *Coccinula sinuatomarginata* Fald; 2 – *Hyperaspis reppensis* Herbst.; 3 – *Bulaea lichatschovi* Hum.; 4 – *Adonia variegata* Goeze.; 5 – *Tytthaspis lineola* Gebl.; 6 – *Propylaea 14-punctata* L.; 7 – *Coccinula 14-pustulata* L.; 8 – *Coccinella 7-punctata* L.; 9 – *Coccinella hieroglyphica* L.; 10 – *Synharmonia conglobata* L.; 11 – *Hippodamia 13-punctata* L.; 12 – *Thea 22-punctata* L.; 13 – *Pullus haemorrhoidalis* Herbst.; 14 – *Anisosticta 19-punctata* L.; 15 – *Coccidula rufa* Herbst.

Виды, обитающие в условиях с повышенной или, наоборот, с пониженной влажностью воздуха, вследствие специализации к этим условиям, имеют, как правило, более низкую экологическую пластичность, в сравнении с мезофиллами.

2.5. Гидротермическая валентность кокцинеллид

Традиционно отношение насекомых к температуре и влажности является наиважнейшей экологической характеристикой. С термо- и гигропреферентными реакциями насекомых связаны особенности как зонального, биотопического и стациального распределения, так и многие экологические характеристики, такие как трофика, поведение, сезонная и суточная динамика многих проявлений их жизнедеятельности.

2.5.1. Термопреферентные реакции кокцинеллид

Несмотря на значительное количество работ по термопреферентному поведению насекомых, в качестве экологической характеристики этот показатель используется редко (Ceusters, 1986; Anderson J., 1986).

Применение термопреферендумов в экосистематике осложнено их сезонной и суточной динамикой, неясностью влияния условий предварительного содержания на термопреферендум, высокой индивидуальностью поведенческих реакций (Bennet, Lee, 1988). Тем не менее, термопреферентные реакции можно использовать как критерий для экологических сравнений (Тихомирова, 1973; Стебаева, Сухова, Щербаков, 1977). Однако для этого надо обязательно определить условия и критерии сравнения. Часто исследователи, использующие термопреферентные реакции для межвидового сравнения, ограничиваются средними значениями термопреферендумов, а сезонная или суточная динамика термопреферентных реакций учитывается путем проведения измерений в одно и то же время и в сжатые сроки (Россолимо, Рыбалов, 1979).

Правомочность подобных сравнений оправдывается предположением о синхронности сезонных изменений значений термопреферендумов у сравниваемых видов. Иначе результаты сравнений в значительной мере определялись бы временем проведения наблюдений. В таком случае, разные виды в течение сезона оказываются в разных экологических группах, что ставит под сомнение правомочность их выделения. Тем не менее, вопрос синхронности сезонных изменений термопреференции до наших исследований не обсуждался (Пекин, 1993).

Другой вопрос – о степени стабильности и видоспецифичности значений термопреферендума кокцинеллид – также не получил, на наш взгляд, до сих пор необходимой ясности. Без ответа на указанные вопросы, проведение каких-либо сравнений и выделение экологических групп коровок невозможно.

2.5.1.1. Исползованный материал и метод измерения преферентных температур

Измерения предпочитаемых коровками температур (термопреферендумов) проводилось в приборах – термоградах, представляющих собой приспособленные для кокцинеллид модификации ранее известных конструкций (Заболоцкий, 1939; Ликвентов, 1960; Deal J., 1941; Henson, 1958; Kreiner J., 1958).

Все измерения термопреферендумов проведены в двух приборах длиной 55 см и 30 см. Падение температуры в термограде длиной 55 см составляло 0,53 °С на 1 см. Температура горячего конца термограда поддерживалась на уровне 44 °С. В коротком термограде эти величины составляли 0,77 °С и 36 °С, соответственно.

Все измерения термопреферендумов проведены при строго контролируемой 100% влажности воздуха по общепринятой методике (Тихомиров, Тихомирова, 1972; Рыбалов, 1987).

Каждое измерение проводилось в восьми повторностях. Всего проведено 232 измерения термопреферендумов имаго кокцинеллид, при этом использовано 3453 жука, относящихся к 24 видам, что составило 46% фауны кокцинеллид юга Западной Сибири.

Личинки для измерения значений термопреферендумов выводились в лаборатории и содержались в климатической камере. Их развитие от яйца до имаго протекало при постоянной температуре 30 ± 1 °С и относительной влажности воздуха $70\% \pm 2$, что близко к оптимальным условиям развития большинства видов.

В эксперименте использовано 192 личинки восьми видов кокцинеллид.

Все измерения проводились с учетом суточной динамики термопреферентного поведения (Ликвентов, 1960; Кауфман, 1985).

2.5.1.2. Видовая стабильность термопреферентного поведения

кокцинеллид

Для выяснения видоспецифичности термопреферентных реакций имаго кокцинеллид были отловлены в природе имаго *Semiadalia notata*, *Coccinella 7-punctata*, *Hippodamia 13-punctata* и *Adonia variegata*. У них были измерены значения предпочитаемых температур, которые отражены на рисунке 16.

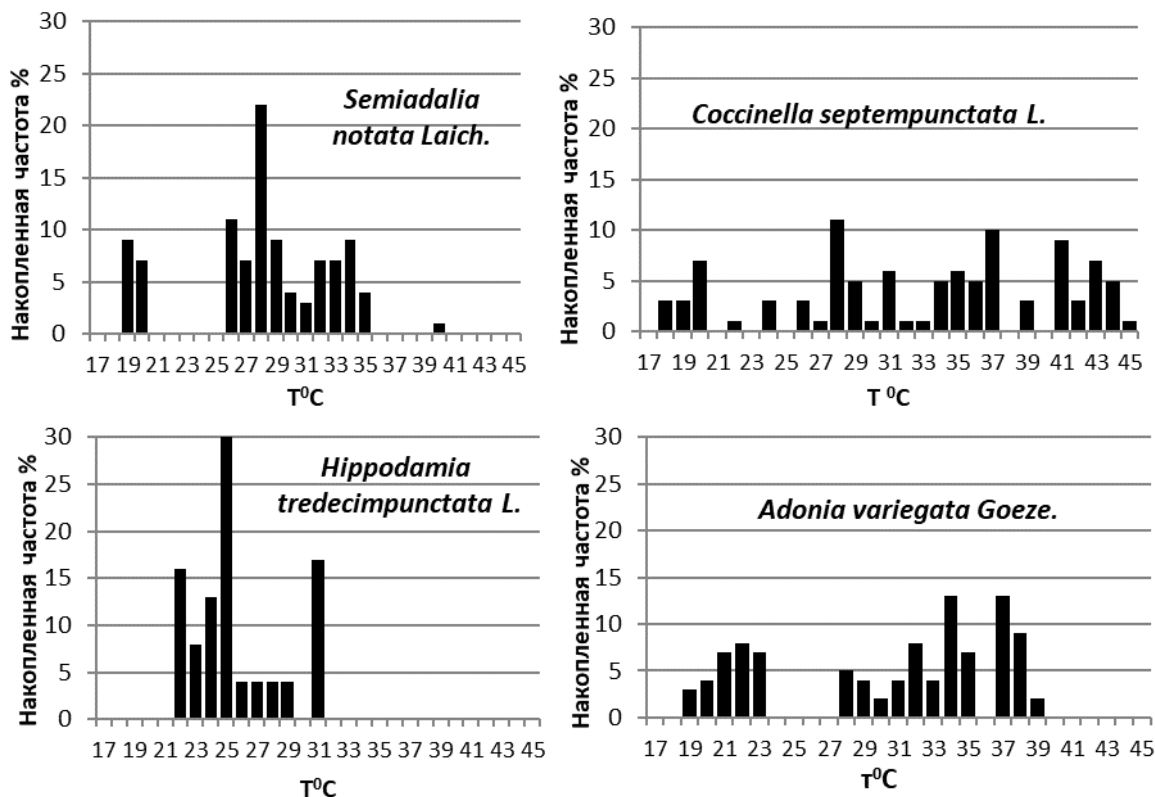


Рисунок 16 – Характер распределения кокцинеллид в градиенте температуры (жуки отловлены в природе)

После этого все жуки были помещены в климатическую камеру и содержались в строго контролируемых условиях: при температуре 30 °C и относительной влажности воздуха 70% (значения температуры и влажности выбирались на основе оптимальности).

У вновь отродившихся имаго, яйца, личинки и куколки которых развивались в одинаковых условиях, провели повторное измерение термопреферендумов. Результаты повторного измерения отражены на рисунке 17.

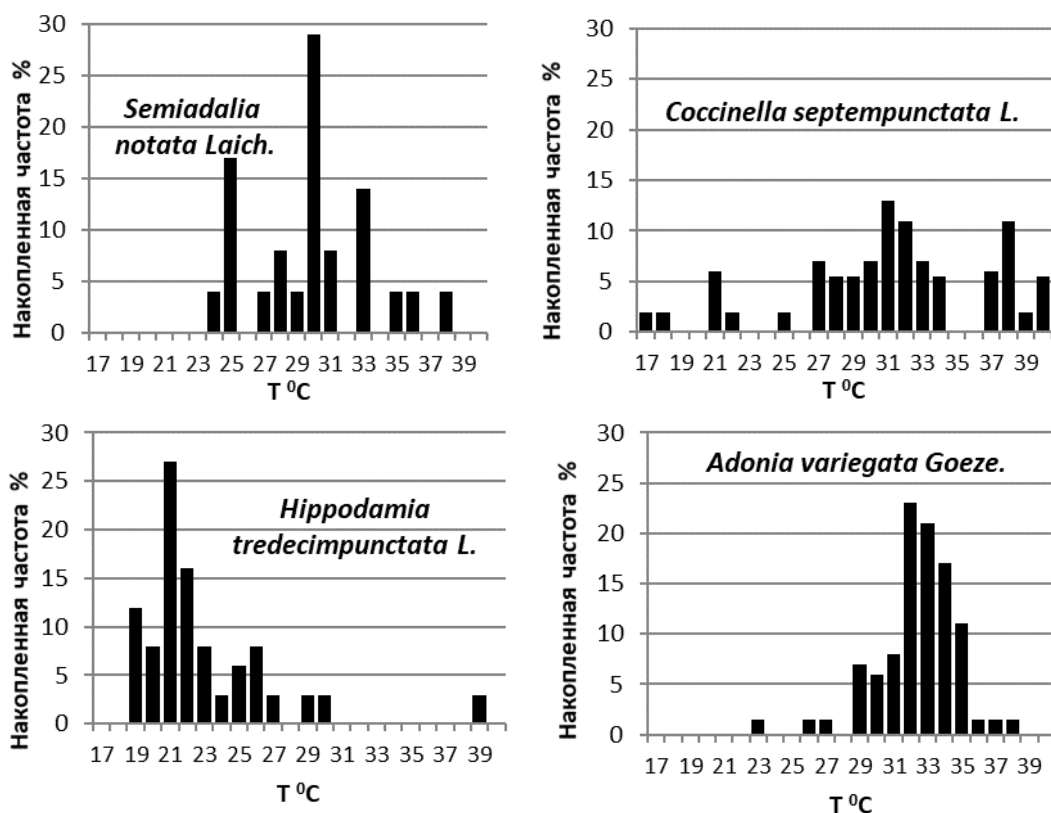


Рисунок 17 – Характер распределения кокциnellид в градиенте температуры (жуки выведены в лаборатории при 30 °C и относительной влажности воздуха 70%)

Несмотря на то, что весь цикл развития протекал в одинаковых условиях, каждый из подопытных видов сохранил свое видоспецифичное значение термопреферендума, близкое к тому, что наблюдалось в природе (рис.16, 17).

Таким образом, термопреферентные реакции кокциnellид видоспецифичны и, вероятно, достаточно стабильны. Так как развитие в течение одного поколения в сходных условиях не привело к смещению значений термопреферендумов у разных видов, можно надеяться, что условия предварительного содержания жуков незначительно влияют на термопреферентное поведение у разных видов, и выделение экологических групп кокциnellид по этому показателю принципиально возможно.

2.5.1.3. Сезонные изменения термопреферентного поведения имаго кокциnellид

Сезонные и суточные изменения термопреферентного поведения насекомых известны давно (Nielsen E., Nielsen H., 1959). А.В. Ликвентов (1949,

1960) и Т.Е. Россолимо (1979) на примере разных видов жужелиц связывали сезонные изменения термопреференции с сезонным ходом температур, уровнем метаболизма и типом размножения.

Изучение сезонной динамики термопреферентных реакций проведено для массовых и широко распространенных на юге Западной Сибири видов кокцинеллид: *Coccinella 7-punctat.*, *Adonia variegata*, *Propylaea 14-punctata*, *Hippodamia 13-punctata*, *Thea 22-punctata*, *Coccidula rufa*, *Anisosticta 19-punctata*.

Измерения проведены летом 1989 года. Жуков из природы без предварительного лабораторного содержания запускали в эксперимент. Параллельно с измерением сезонных изменений термопреферендумов проводили запись температуры воздуха в метеобудке в районе сбора опытных партий жуков. Характер сезонного изменения термопреференции изученных видов кокцинеллид и сезонные изменения температуры воздуха показаны на рисунке 18, из которого видно, что общий характер изменения термопреференции кокцинеллид в течение сезона соответствует сезонному ходу средних за декаду максимальных суточных температур воздуха в районе исследования.

Для выяснения вопроса о степени влияния температурных условий предварительного содержания на термопреференцию кокцинеллид был проведен зимний эксперимент. В зимнем эксперименте использовались жуки, собранные в конце сентября и в октябре 1989 года на зимовках. С конца октября по январь 1990 года жуки содержались в холодильнике при температуре +2 °С. 15 января коровки были перенесены в климатическую камеру и содержались на 15% сахарном сиропе в условиях, приближенных к оптимальным (температура 20 °С, относительная влажность воздуха 65%, продолжительность освещения 16 часов) в течение 15 дней. После этого всех жуков разделили на две группы, одну из которых содержали в прежних условиях (контрольная группа), а вторую – в течение 10 дней при температуре 25 °С, а затем при 30 °С.

Промежуток времени, через которое производили изменение условий содержания (10-15 дней), равен средней продолжительности акклимации, характерной для многих организмов (Хлебович, 1981).

В эксперименте использовано четыре вида: *Coccinella 7-punctata*, *Adonia variegata*, *Mirrha 18-guttata* и *Hippodamia 13-punctata*.

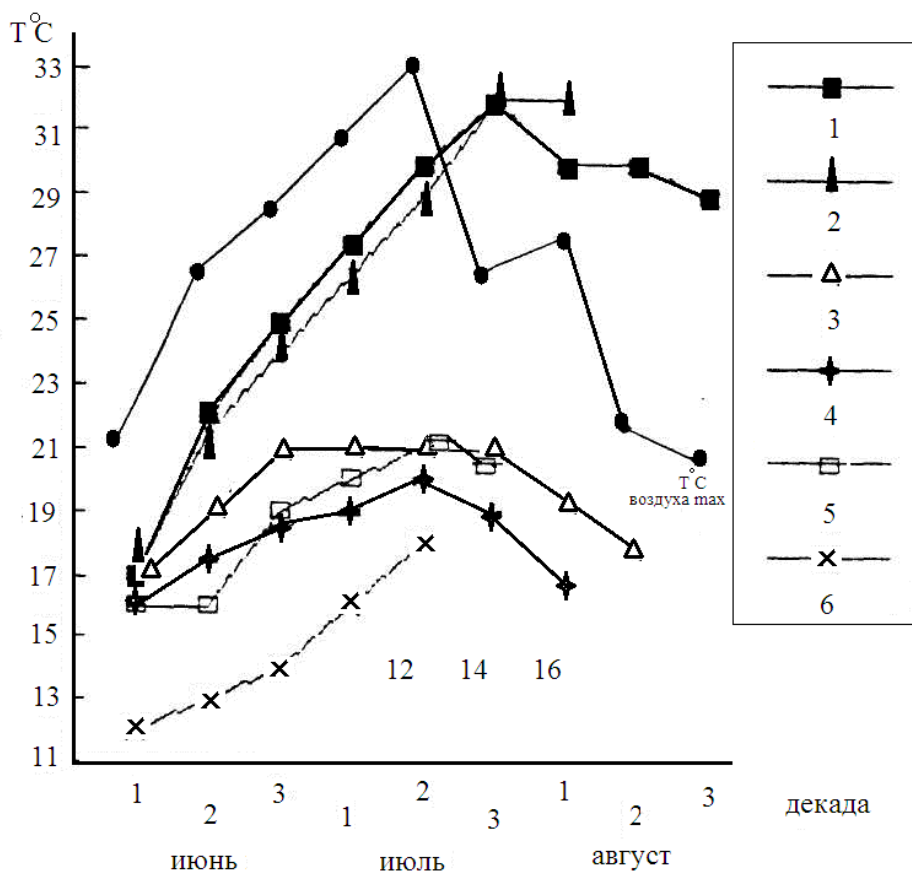


Рисунок 18 – Сезонная динамика термопреференции кокцинеллид; 1 – *Adonia variegata* Goeze; 2 – *Coccinella 7-punctata* L.; 3 – *Thea 22-punctata* L.; 4 – *Propylaea 14-punctata* L.; 5 – *Hippodamia 13-punctata* L.; 6 – *Anisosticta 19-punctata* L.; 7 – средняя максимальная за декаду температура воздуха

У пробуждающихся после зимней диапаузы жуков наблюдается независимое от условий содержания повышение средних значений термопреферендумов. Так, у *Coccinella 7-punctata* термопреферендум возрастает до $36,4 \pm 0,5$ °C, хотя коровки постоянно содержались при 20 °C. Сходное увеличение средней предпочитаемой температуры, вне зависимости от температуры содержания, наблюдалось для других видов кокцинеллид. Для *Adonia variegata* эта величина достигала $32 \pm 0,5$ °C, а для *Myrrha 18-guttata* и *Harmonia 4-punctata* – $27,6 \pm 0,3$ °C и $28,7 \pm 0,3$ °C, соответственно.

Кокцинеллиды, которые были перенесены через 15 дней в условия температур 25 °С, а затем через 10 дней – в 30 °С, сохраняли сходные значения термопреферендумов с контрольной группой, которая все это время содержалась при 20 °С (таблица 6).

Таблица 6

Влияние температурных условий предварительного содержания на максимальные значения термопреферендумов кокцинеллид.

Вид	Температура содержания					
	20 °С		25 °С		30 °С	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
<i>C. 7-punctata</i>	41±0,94	39±0,83	40±0,90	41±0,82	33±0,83	39±0,90
<i>A. variegata</i>	32±0,93	36±0,90	36±0,90	37±0,82	–	34±0,80
<i>M. 18-guttata</i>	27±0,94	28±0,70	29±1,10	29±0,82	30±0,83	30±0,86
<i>H. 4-punctata</i>	29±0,53	28±0,90	29±0,71	31±0,90	29±0,83	28±0,86

Каждый из четырех опытных видов сохранял максимальное значение термопреференции в течение всего эксперимента (45 дней), независимое от температурных условий предварительного содержания и при одинаковых всех прочих условиях, т. е. температурные условия предварительного содержания не определяют значения максимальной преферентной температуры кокцинеллид.

Вероятно, температура влияет на оптимальное физиологическое состояние жука, которому соответствует определенное видоспецифичное значение термопреференции. В нашем эксперименте температура, совместно с влажностью и освещенностью, вывела кокцинеллид из состояния диапаузы и никак не влияла на максимальные значения термопреференции.

Таким образом, термопреференция видоспецифична и стабильна в случае стабилизации физиологического состояния жука (например, репродуктивный период). Но в весенний и осенний периоды, когда идет реактивация жуков после зимней диапаузы или наоборот, подготовка к зимней диапаузе, т. е. в периоды сезонной физиологической перестройки организма, значения

термопреференции подвержены изменениям, нивелирующим видовые различия по этому показателю.

Стабильностью характеризуются именно максимальные для данного вида значения термопреференции. В природе кокцинеллиды своих максимальных значений достигают не одновременно. Также различен характер осеннего снижения преферентных температур (рис. 18).

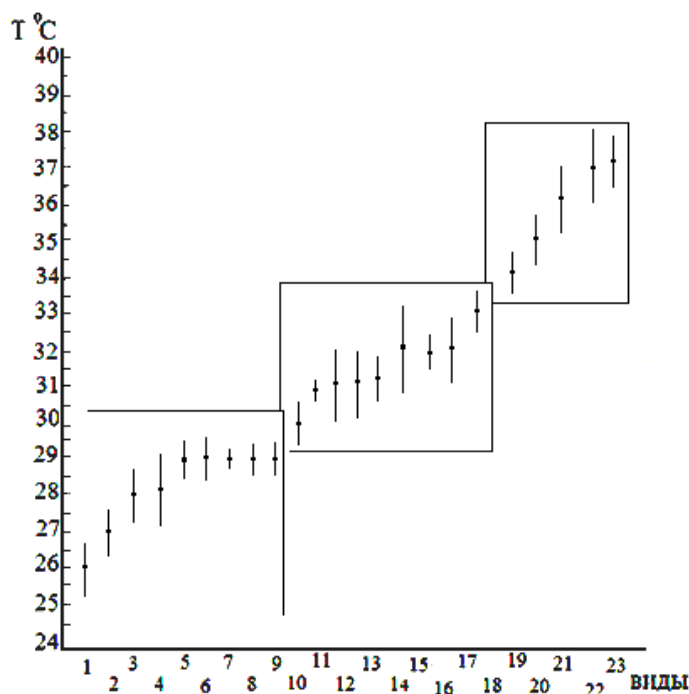


Рисунок 19 – Экологические группы кокцинеллид по максимальным предпочитаемым температурам. 1 – *Hippodamia 13-punctata* L.; 2 – *Anisosticta 19-punctata* L.; 3 – *Chilocorus 2-pustulatus* L.; 4 – *Semiadalia notata* Laich.; 5 – *Coccinella hieroglyphica* L.; 6 – *Tytthaspis 17-guttata* L.; 7 – *Syncharmonia conglobata* L.; 8 – *Harmonia 4-punctata* Pont.; 9 – *Mirrha 18-guttata* L.; 10 – *Coccidula rufa* Herbst.; 11 – *Pullus haemmorrhoidalis* Herbst.; 12 – *Thea 22-punctata* L.; 13 – *Propylaea 14-punctata* L.; 14 – *Bulaea lichatschovi* Hum.; 15 – *Coccinula 14-pustulata* L.; 16 – *Nephus redtenbacheri* Muls.; 17 – *Adonia variegata* Goeze.; 21 – *Coccinella quinquepunctata* L.; 22 – *C. 7-punctata* L.; 23 – *Tytthaspis lineola* Gebl.

Учитывая несинхронность сезонной динамики термопреференции у разных видов насекомых, провести экологическое сравнение по этому показателю в сжатые сроки, вероятно, невозможно. Поэтому для сравнения и выделения экологических групп имаго кокцинеллид по термопреференции нами использовались максимальные значения, которые удавалось зафиксировать за весь период наблюдений (в расчет брались только имаго жуков из природы). Результаты измерений максимальных значений

термопреферендумов коровок отражены на рисунке 19, где выделены 3 группы кокцинеллид по максимальным значениям термопреферендума.

Максимальное перекрывание термопреферентных зон между группами – 0,2 °С (первая и вторая группы). Минимальное перекрывание внутри группы – 0,3°С (рис. 19).

2.5.1.4. Термопреферентное поведение личинок

Известно, что личиночная стадия отличается по термопреференции от имагинальной. Такие сведения имеются, например, для жуужелиц (Россолимо, 1989). Для кокцинеллид подобные сведения в литературе отсутствуют. С целью выяснения возможности использования данных по термопреферентному поведению личинок для построения экологической классификации нами проведены измерения термопреферендумов личинок массово и широко распространенных на юге Западной Сибири видов кокцинеллид: *Adonia variegata*, *Coccinella 7-punctata*, *C. divaricata*, *Thea 22-punctata*, *Bulaea lichatschovi*, *Anisosticta 19-punctata*, *Hippodamia 13-punctata*, *Semiadalia notata*.

Характер распределения личинок изученных видов кокцинеллид в градиенте температуры показан на рисунке 20.

Несмотря на то, что все личинки, за исключением *Thea 22-punctata* (личинки собраны в природе), развивались в одинаковых условиях температуры, влажности и освещения, разные виды предпочитали разные температуры.

Таким образом, можно предположить, что температурные условия развития личиночной стадии не определяют характер термопреферентного поведения.

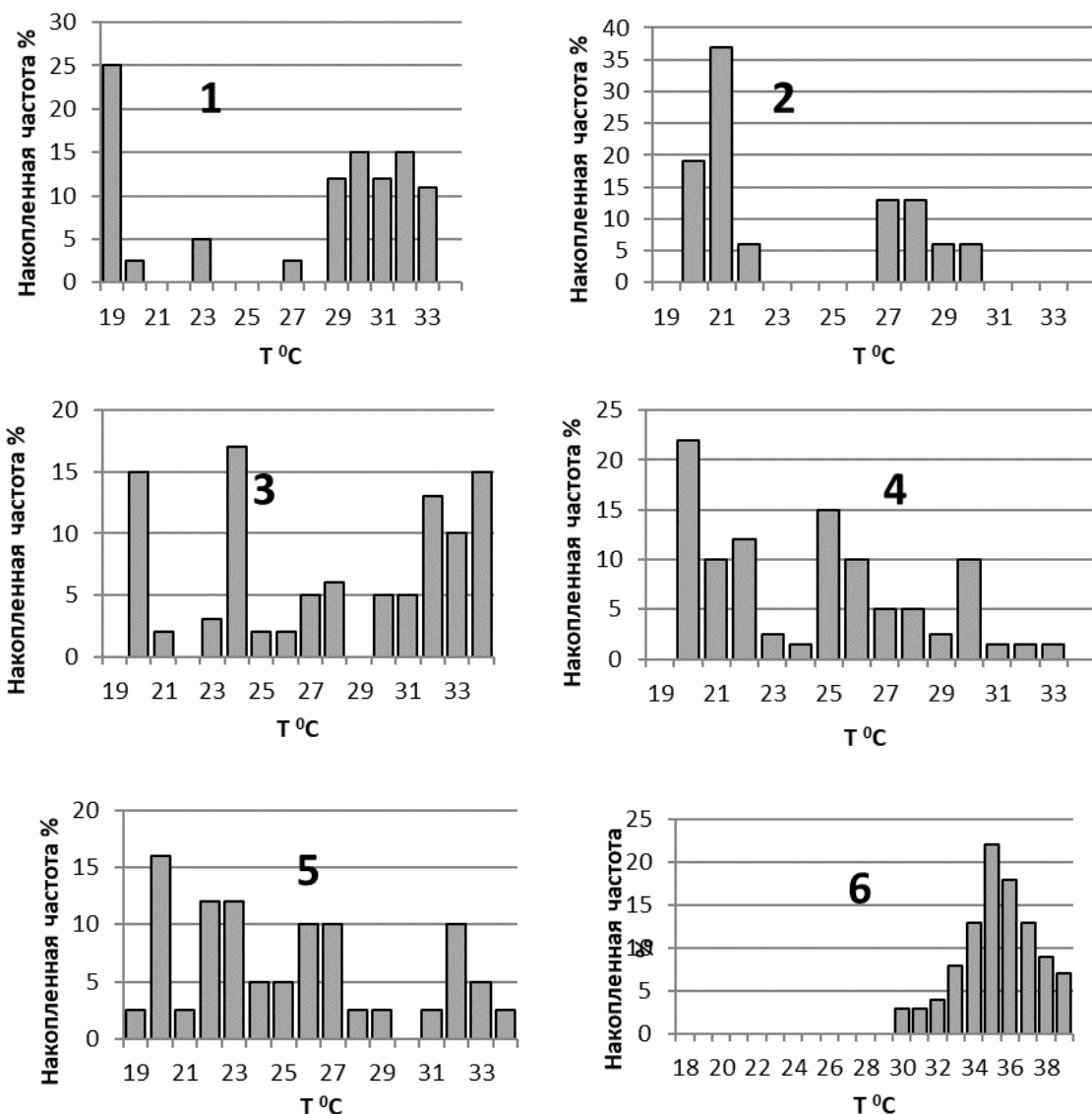


Рисунок 20 – Характер распределения личинок кокцинеллид 2-3 возраста в градиенте температуры; 1 – *Semiadalia notata* Laich.; 2 – *Anisosticta 19-punctata* L.; 3 – *Coccinella divaricata*; 4 – *Thea 22-punctata* L.; 5 – *Hippodamia 13-punctata* L.; 6 – *Bulaea lichatschovi* Hum.

Для выяснения характера температурных реакций в зависимости от возраста личинок проведено сопоставление термопреферендумов имаго и личинок 2-4 возрастов *Adonia variegata*, и выявлена их близость (рис. 18). Имаго *Adonia variegata* для опыта были взяты в природе, а личинки – из лабораторной культуры. Личинки запускались в опыт через 3 часа после линьки и начала активного движения. Однако, измерение термопреферентного поведения у личинок 1-3 возрастов *Coccinella 7-punctata* продемонстрировало значительные колебания значений термопреференции по возрастам.

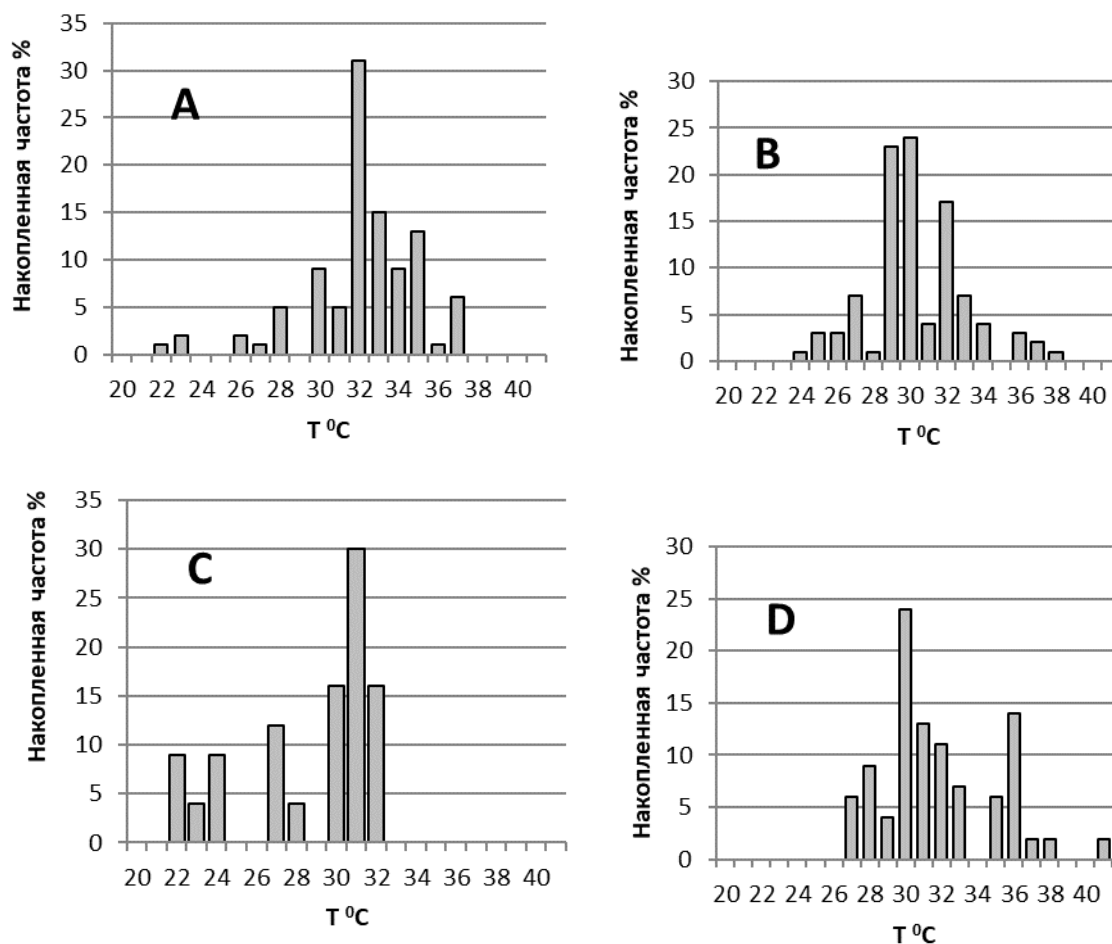


Рисунок 21 – Сравнение характера распределения в градиенте температуры имаго (А), личинок 2 возраста (В), 3 возраста (С) и 4 возраста (Д) *Adonia variegata* Goeze

Для выяснения вопроса о том, насколько значение термопреференции специфично для каждого личиночного возраста, были проведены измерения термопреферендумов у личинок 2 и 3 возрастов *Coccinella 7-punctata* через 3 часа после линьки и начала активного движения и через 24 часа (рис. 22).

Через 3 часа после линьки и начала активного движения значения термопреферендума личинок *Coccinella 7-punctata* 2 и 3 возраста составляло $26 \pm 0,7$ °C и $30 \pm 0,7$ °C, соответственно. Через 24 часа эти значения у тех же личинок увеличились на 8-10 градусов, и стали равны $34 \pm 0,7$ °C. Таким образом, уменьшение значения термопреферендума внутри одной возрастной группы личинок *Coccinella 7-punctata* за период от линьки до линьки могут значительно превосходить межвозрастные отличия по этому показателю. Более того, эти изменения могут превышать межвидовые отличия (рис.20-22).

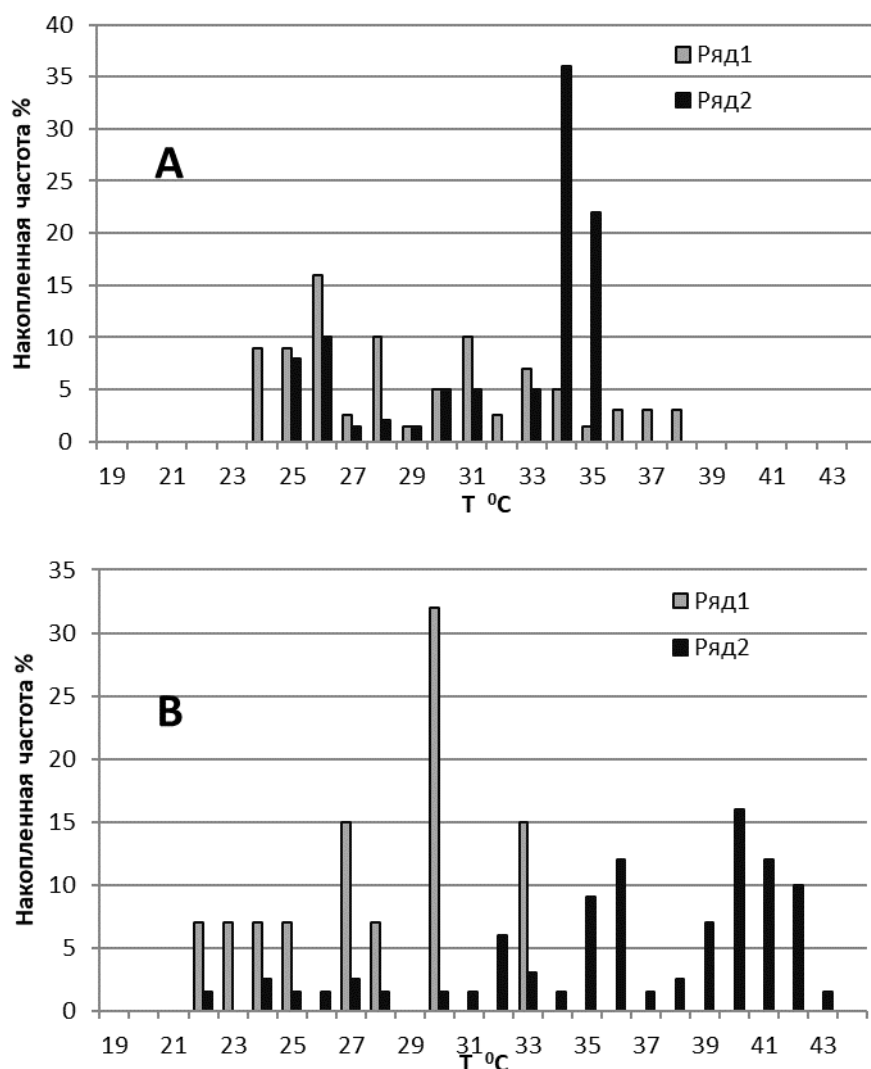


Рисунок 22 – Характер распределения личинок *Coccinella 7-punctata* L. второго возраста (А) и личинок третьего возраста (В) в градиенте температуры (Т °C); ряд 1 – распределение через 3 часа после линьки и начала активного движения; ряд 2 – распределение через 24 часа после линьки

Столь сильные изменения термопреферентного поведения, не зависящие от условий предварительного содержания, внутри одного личиночного возраста, вероятно, связаны с изменениями уровня метаболизма в периоды, предшествующие и последующие линьке. Благодаря относительно высокой скорости развития личиночной стадии и достаточно частым линькам у кокцинеллид, возможно, отсутствует достаточно длительная стабилизация физиологического состояния личиночного организма, что создает значительное препятствие использованию термопреферентного поведения личинок для экологического сравнения.

2.5.1.5. Изменение термической валентности кокцинеллид в онтогенезе

Измерения значений термопреферендумов у имаго и личинок различных возрастов показали независимость термопреферентного поведения коровок от условий предварительного содержания и его видоспецифичность. Вместе с этим, как для имагинальной, так и для личиночных стадий развития характерны изменения значений термопреферендумов в различные периоды жизни. Для имаго характерна длительная стабилизация термопреференции, в то время как у личинок этот параметр значительно изменяется как по возрастам, так и внутри одного личиночного возраста. Колебания термопреферендума могут достигать 8-10 °С.

Биологическое значение столь высокой изменчивости термопреферентного поведения у личинок, вероятно, заключается в обеспечении максимально благоприятных температурных условий развития и разделении экологических ниш разных личиночных возрастов.

Кажущаяся, на первый взгляд, высокая температурная пластичность личиночной стадии, которая проявляется в широте диапазона термопреферентных реакций, на самом деле – следствие высокой температурной зависимости развивающихся личинок и высокой скорости их развития. В каждый момент времени личинка более stenothermna, чем имаго, что проявляется в выраженности термопреферентных реакций (рис. 22). Однако, высокая скорость прохождения одного личиночного возраста (2-3 дня) и значительные изменения термопреферендума при этом, в выборках с нестрого датированным материалом создает впечатление об их эвритермности.

Имаго кокцинеллид, обладая более длительным периодом стабилизации термопреференции (в наших опытах до 45 дней), вероятно, способны образовывать более гомогенные по термопреферендумам популяции. Растянутый период яйцекладки у самок кокцинеллид (Савойская, 1974), вероятно, способствует увеличению гетерогенности популяции личинок.

Таким образом, популяции имаго и личинок кокцинеллид имеют различные механизмы термопластичности. Если термопластичность популяции

личинок кокцинеллид повышается за счет внутри- и межвозрастных отличий их отношения к температуре, то в популяциях имаго эвритермность достигается за счет более высокой пластичности отдельных особей.

Термопреферентные реакции кокцинеллид видоспецифичны. Наблюдающиеся значительные колебания термопреференции кокцинеллид как на стадии имаго, так и на личиночной стадии развития не являются следствием влияния температурных условий среды. Температурные условия предварительного содержания коровок приводят к изменению их термопреферентного поведения, но не определяют предпочитаемую температуру.

Для имаго кокцинеллид характерны длительные периоды стабилизации термопреференции (в эксперименте до 45 дней), в то время как у личинок этот параметр значительно изменяется как по возрастам, так и внутри одного личиночного возраста. На фоне быстрых онтогенетических преобразований это приводит к тому, что популяции имаго и личинок кокцинеллид имеют различные механизмы термопластичности. Если термопластичность популяции личинок кокцинеллид повышается за счет внутри- и межвозрастных отличий их отношения к температуре, то в популяциях имаго эвритермность достигается за счет более высокой пластичности отдельных особей.

Сезонные изменения термопреференции у разных видов кокцинеллид происходят асинхронно. Вследствие этого выделение экологических групп по данному параметру возможно проводить только с учетом сезонной динамики термопреференции и только на основании максимальных значений предпочитаемых температур, являющихся видоспецифичными.

2.5.2. Гигропреферентные реакции кокцинеллид

2.5.2.1. Методика изучения гигропреферентных реакций кокцинеллид

Гигропреферендум кокцинеллид измерялся в приборе (рис. 23) и по методу, предложенному А.Л. Тихомировой (1973). Градиент влажности воздуха от 10 до 100% создавался растворами гидроксида калия, наиболее пригодного

для подобных целей (Кожанчиков, 1961). Перед заправкой прибора растворы проверялись путем измерения влажности воздуха над ними, для чего в эксикатор с растворами помещали гигрометр.

Все измерения гигропреференции проводились при температуре $+20^{\circ}\text{C}$, что наиболее близко к среднесуточной температуре для многих биотопов, и при полном отсутствии освещения.

Длительность одного измерения – один час: этого достаточно для стабилизации градиента влажности в приборе (Marcandier S., Khachatourian G., 1987). После каждого измерения садок с коровками поворачивался относительно кюветы на 90° или 180° .

Жуки добывались в природе и использовались для эксперимента без предварительной выдержки их в лаборатории. Личинки для эксперимента выводились в климатической камере при 20°C и 18 часовой продолжительности дневного освещения.

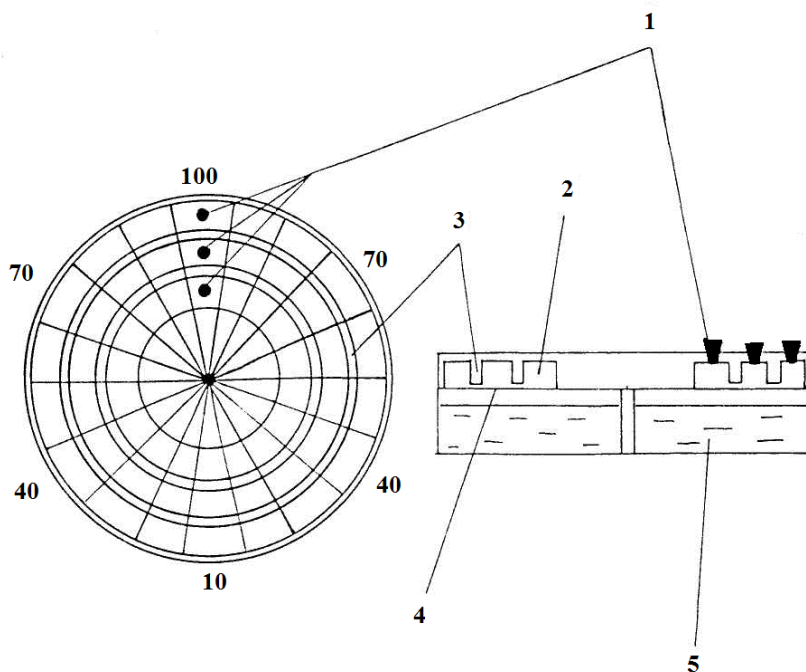


Рисунок 23 – Прибор для измерения гигропреферендума кокцинеллид
1 – пробки загрузочных отверстий; 2 – рабочее пространство прибора; 3 – разделительные полосы; 4 – сетка; 5 – раствор гидроксида калия

Опыты по гигропреференции закладывались в 12 часов и продолжались 12-24 часа. Одновременно в прибор запускали 10-15 жуков, в зависимости от их

размера. Всего в экспериментах по гигропреференции было использовано 1500 имаго 22 видов кокцинеллид (55% от обнаруженных в районе исследования видов) и 172 личинки 7 видов.

2.5.2.2. Сезонные изменения гигропреферентного поведения имаго кокцинеллид

Изучение динамики гигропреференции в течение сезона (1989 г) проведены для 4 видов кокцинеллид: *Coccinella 7-punctata*, *Adonia variegata*, *Thea 22-punctata* и *Coccidula rufa*.

Виды кокцинеллид для наблюдения сезонной динамики гигропреференции подбирались с учетом их массовости и доступности в течение сезона и с учетом их экологии. *Adonia variegata* – ксерофильный вид, обитатель травянистой растительности в степях и пустынях. *Coccinella 7-punctata* относится к экологической группе степных мезофиллов. *Thea 22-punctata* – луговой мезофилл, предпочитающий на севере степной зоны приколочные луга и березовые колки. *Coccidula rufa* относится к группе типичных гигрофилов, заселяющих сырые луга, и предпочитает травяные болота (Шарова, 1962).

Таким образом, выбранные виды – типичные представители ксерофильных, гигрофильных и мезофильных степных и луговых экологических групп кокцинеллид, выделяемых по типам местообитания. Жуки для эксперимента брались из природы и без предварительного лабораторного содержания запускались в опыт. Характер сезонных изменений гигропреференции изученных видов кокцинеллид показан на рисунке 24.

Значения гигропреференции в течение сезона изменяются незначительно, а имеющиеся незначительные изменения, вероятно, носят случайный характер.

Стабильность гигропреферентных реакций в течение сезона, возможно, есть следствие постоянства уровня обводненности организма кокцинеллид в природе, что обусловлено постоянной возможностью ухода от неблагоприятных условий или пополнения организма водой.

Другой причиной стабильности гигропреферентных реакций кокцинеллид могут явиться значительные суточные колебания влажности воздуха, перекрывающие сезонную динамику влажности, что исключает возможность ступенчатых акклимаций кокцинеллид (Хлебович, 1981).

Так или иначе, но отсутствие ярко выраженной сезонной динамики гигропреференции позволяет проводить экологическое сравнение кокцинеллид по этому показателю в течение всего сезона или в сжатые сроки, что невозможно для сравнения по термопреферентному поведению (Пекин, 1993).

Известно, что степень выраженности гигропреферентных реакций у разных видов насекомых может быть различной (Тихомирова, 1973).

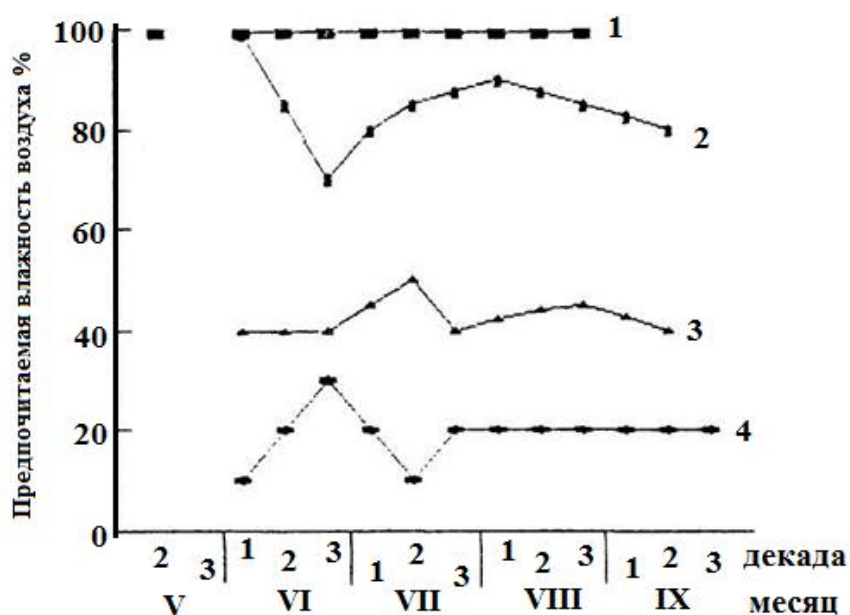


Рисунок 24 – Сезонные изменения гигропреферендума имаго кокцинеллид
1 – *Coccidula rufa* Herbst.; 2 – *Thea 22-punctata* L.; 3 – *Coccinella 7-punctata* L.; 4 – *Adonia variegata* Goeze.

Гигропреферентные реакции имаго кокцинеллид также выражены в разной степени. Вместе с видами, имеющими четко выраженную реакцию на градиент влажности и отдающих явное предпочтение узкой зоне (*Coccidula rufa*, *Anisosticta 19-punctata*), есть виды, относящиеся к градиенту влажности безразлично и распределяющиеся в градиенте случайным образом (рис. 25).

Резкая выраженность гигропреферентных реакций характерна для предпочитающих высокие значения влажности (90% и 100%) видов кокцинеллид. Кокцинеллиды со слабо выраженной гигропреферентной

реакцией, как правило, мезофильны. Сходный эффект был описан ранее для герпетобионтных насекомых. Вероятно, это результат "асимметричности", напряженности фактора влажности, о чем упоминает А.Л. Тихомирова (1973), т. е. иссушение и избыточное увлажнение для насекомого неравнозначны. В связи с этим, кокцинеллиды, не имеющие эффективных морфофизиологических адаптаций, препятствующих потере воды, должны иметь ярко выраженное гигрофильное поведение. Виды кокцинеллид, способные к эффективной регуляции водного обмена, в известной степени, независимы от влажности воздуха.

Среди кокцинеллид, у которых проведены измерения гигропреферендумов, мы выделяем пять экологических групп по этому критерию (таблица 7).

Таблица 7

Экологические группы кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*) по отношению к градиенту влажности

В и д	экологическая группа	диапазон предпочитаемой влажности воздуха, %
<i>Anisosticta 19-punctata</i> L. <i>Coccidula rufa</i> Herbst.	гигрофилы	80-100
<i>Synharmonia conglobata</i> L. <i>Tytthaspis 17-guttata</i> <i>Calvia 10-guttata</i> L. <i>Chilocorus 2-pustulatus</i> L. <i>Thea 22-punctata</i> L. <i>Coccinella hieroglyphica</i> L.	гигро-мезофиллы	60-70
<i>Coccinula 14-pustulata</i> L. <i>Coccinella 7-punctata</i> L. <i>Tytthaspis lineola</i> Gebl.	ксеро-мезофиллы	40-50
<i>Hyperaspis reppensis</i> Herbst. <i>Bulaea lichatschovi</i> Hum. <i>Adonia variegata</i> Goeze.	ксерофилы	20-30
<i>C. divaricata</i> Ol. <i>Propylaea 14-punctata</i> L.	Виды с невыраженным гигропреферентным	—

2.5.2.3. Гигропреферентное поведение личинок

Для личиночной стадии развития кокцинеллид, как и для имаго, характерна различная выраженность гигропреферентных реакций (рис. 26).

В эксперименте гигропреферендум хорошо выражен у гигро-мезофильных видов: *Hippodamia 13-punctata* и *Thea 22-punctata*, а также у ксерофила – *Adonia variegata*. Личинки *Bulaea lichatschovi*, *Semiadalia notata* и *Coccinella 7-punctata* в градиенте влажности распределялись случайным образом.

Сопоставление гигропреференции личинок и имаго проведено для *Adonia variegata* и *Thea 22-punctata*. Общий характер распределения в градиенте влажности имаго и личинок изученных видов совпадает (рис. 27). Близки также и значения гигропреферендумов.

Личинки 3 возраста *Adonia variegata* отдавали большее предпочтение относительной влажности воздуха в 30%, для имаго эта величина равнялась 40%. Для *Thea 22-punctata* эти величины составляли 70% и 60%, соответственно. Однако, в целом для личинок всех изученных видов кокцинеллид характерна меньшая выраженность гигропреферентных реакций в сравнении с имаго (рис. 25, 26). Вероятно, это связано с тем, что личинки ведут более оседлый образ жизни в условиях, приближенных к оптимальным, а имаго, выполняя расселительную функцию, более чувствительны к уровню влажности воздуха, что важно для выбора оптимальных условий яйцекладки и развития потомства. На наличие высокого избирательного уровня условий яйцекладки у имаго кокцинеллид указывают многие авторы (Iperti G., Quilici S., 1986; IpertiG., Prudent P., 1986).

Таким образом, гигропреферентное поведение кокцинеллид тесно связано с их термопреферентными реакциями, что определяется взаимосвязью температуры с влажностью воздуха (Пекин, 1983).

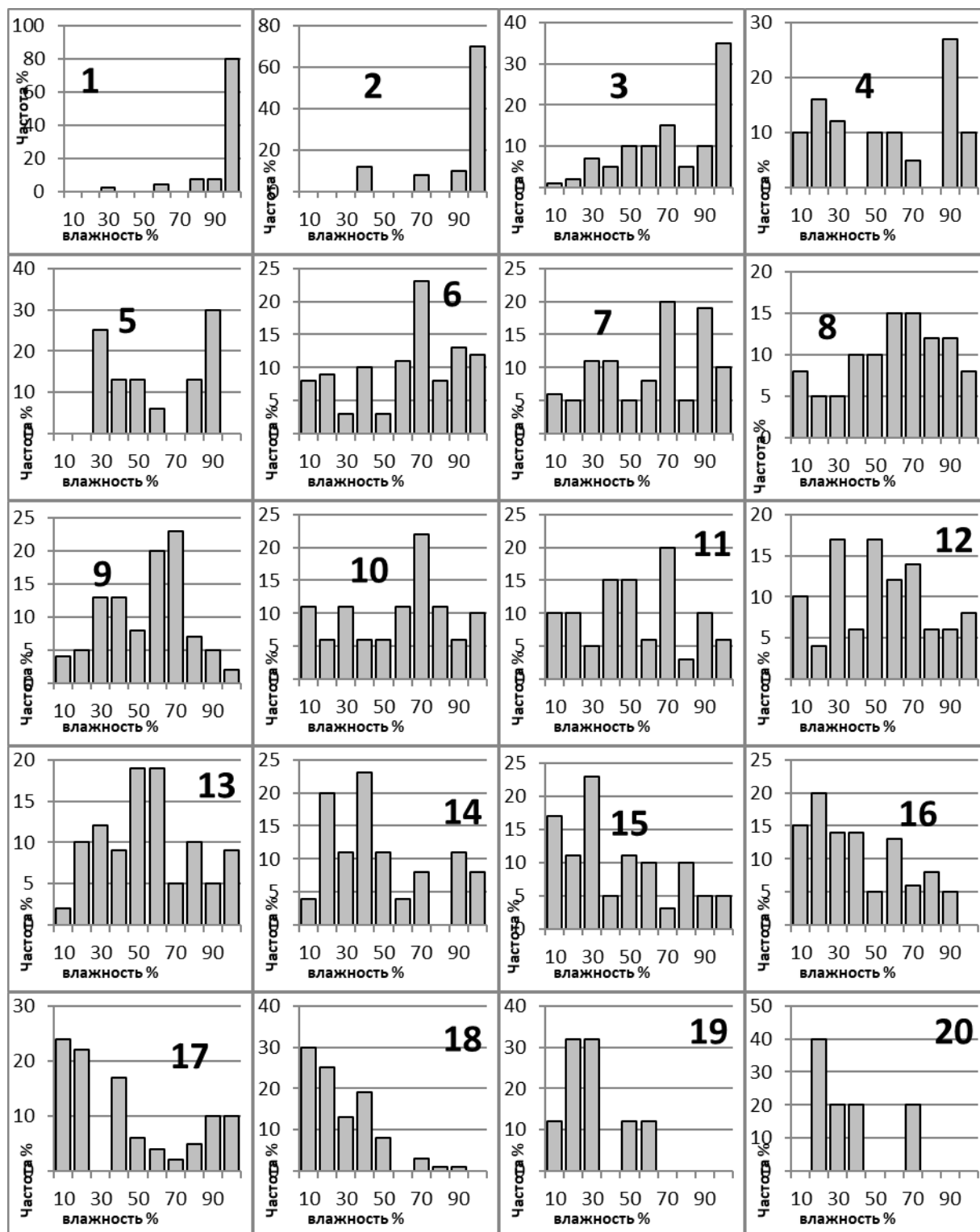


Рисунок 25 – Характер распределения имаго некоторых видов кокциnellид в градиенте влажности; 1 – *Anisosticta 19-punctata* L.; 2 – *Pullus haemorrhoidalis* Herbst.; 3 – *Coccidula rufa* Herbst.; 4 – *Hippodamia 13-punctata* L.; 5 – *Coccinella hieroglyphica* L.; 6 – *Chilocorus 2-pustulatus* L.; 7 – *Tytthaspis lineola* Gebl.; 8 – *Thea 22-punctata* L.; 9 – *Synharmonia conglobata* L.; 10 – *Calvia 10-guttata* L.; 11 – *Coccinella divaricata* Ol.; 12 – *Propylaea 14-guttata* L.; 13 – *Tytthaspis lineola* Gebl.; 14 – *Coccinella 7-punctata* L.; 15 – *Semiadalia notata* L.; 16 – *Adonia variegata* Goeze.; 17 – *Nephus redtenbacheri* Muls.; 18 – *Bulaea lichatschovi* Hum.; 19 – *Hyperaspis reppensis* Herbst.; 20 – *Coccinula sinuatomarginata* Fald.

Однако гигропреферентные реакции имеют под собой совершенно другую физиологическую основу, нежели термопреференция, на что указывает относительно высокая стабильность гигропреферендумов в течение сезона и в онтогенезе. Если термопреферентное поведение направлено на поддержание определенного уровня метаболизма, то гигропреференция есть механизм поддержания определенного уровня обводненности организма, который, в свою очередь, определяется как внутренними факторами (морфофизиологические адаптации, препятствующие потере воды организмом), так и внешними (испаряющая сила воздуха, возможность пополнения организма водой). Этим, в частности, определяется различная выраженность гигропреферентного поведения у гигро- и ксерофилов.

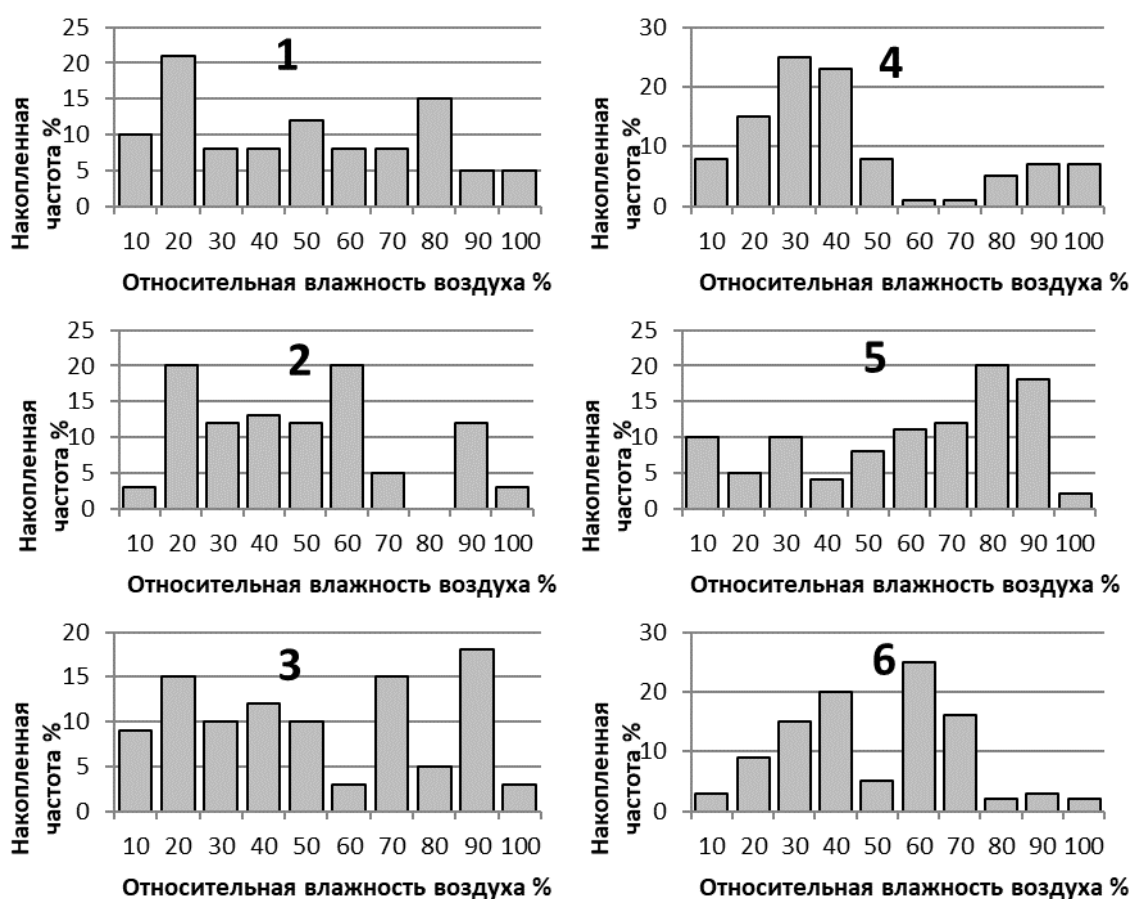


Рисунок 26 – Характер распределения личинок кокцинеллид 2-3 возраста в градиенте влажности; 1 – *Coccinella 7-punctata* L.; 2 – *Semiadalia notata* Laich.; 3 – *Bulaea lichatschovi* Hum.; 4 – *Adonia variegata* Goeze.; 5 – *Thea 22-punctata* L.; 6 – *Hippodamia 13-punctata* L.

Высокая стабильность гигропреферентных реакций кокцинеллид как в течение сезона, так и в онтогенезе позволяет проводить выделение

экологических групп по данному параметру на основе материала, собранного в сжатые сроки, что значительно облегчает его использование в экосистематике.

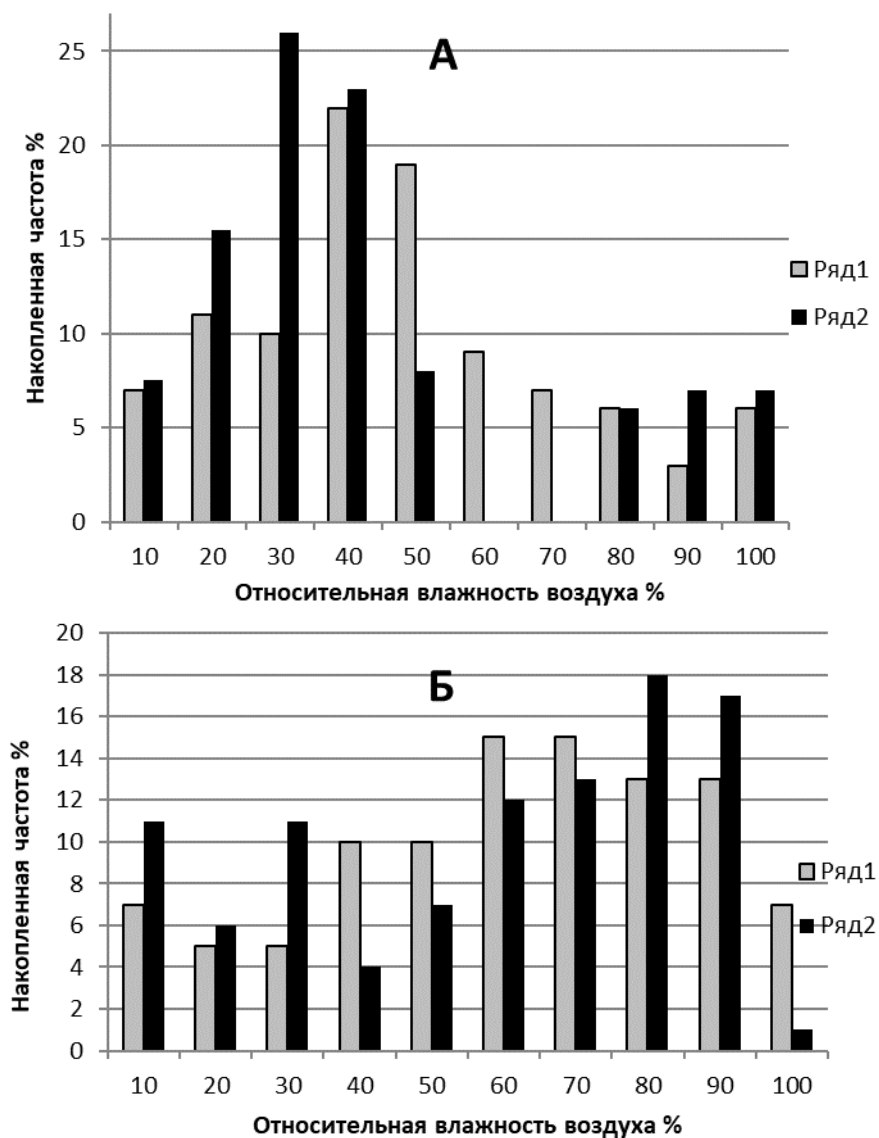


Рисунок 27 – Характер распределения имаго (1) и личинок (2) *Adonia variegata* Goeze. (А), *Thea 22-punctata* L. (Б) в градиенте влажности

2.5.3. Морфофизиологические адаптации кокциnellид (*Coleoptera*, *Coccinellidae*) к аридным условиям

Комплексным показателем эффективности морфофизиологических адаптаций насекомого к гидротермическому фактору является его устойчивость к высыханию (Томс, 1987а). С устойчивостью к высушиванию тесно связан другой физиологический параметр, определяющий температурную валентность вида, –

температура начала испарительного охлаждения. Пороговая температура начала испарительного охлаждения соответствует нижнему порогу летальных температур (Томс, 1988).

Интерес к изучению испарительного охлаждения и устойчивости к высыханию резко возрос после работ С.В. Томса (1981, 1983, 1984, 1986, 1987б, 1988) по изучению типов адаптаций насекомых к аридным условиям. В таком плане до наших работ кокцинеллиды не изучались.

Знание особенностей физиологической терморегуляции у кокцинеллид значительно уточнит сведения об их гидротермической валентности, что важно для разработки экологической системы семейства и биологических методов борьбы.

2.5.3.1. Устойчивость кокцинеллид к высыханию

Способность организма противостоять потере воды в условиях высоких температур и низкой влажности воздуха – важная эколого-физиологическая характеристика, определяемая комплексом морфофизиологических адаптаций.

Измерения устойчивости кокцинеллид к высыханию проведено по методу С.В. Томса (1987) при температурах 20 °С или 25 °С, 30 °С, 35 °С, 40 °С, 43 °С. Заданные значения температуры и нулевая относительная влажность воздуха создавались в системе из пяти термостатируемых эксикаторов с прокаленным хлоридом кальция (рис. 28). Каждый жук во время эксперимента находился в полиэтиленовом садке. Крышка садка затянута газовой тканью. Все садки пронумерованы и выдержаны над прокаленным хлоридом кальция. Перед началом эксперимента проводилось взвешивание пустого садка и садка с жуком.

Одновременно в эксикатор помещали 10 жуков. После гибели пяти жуков проводили повторное взвешивание садков с коровками и пустых садков. Взвешивание проводили на торсионных весах типа WT.

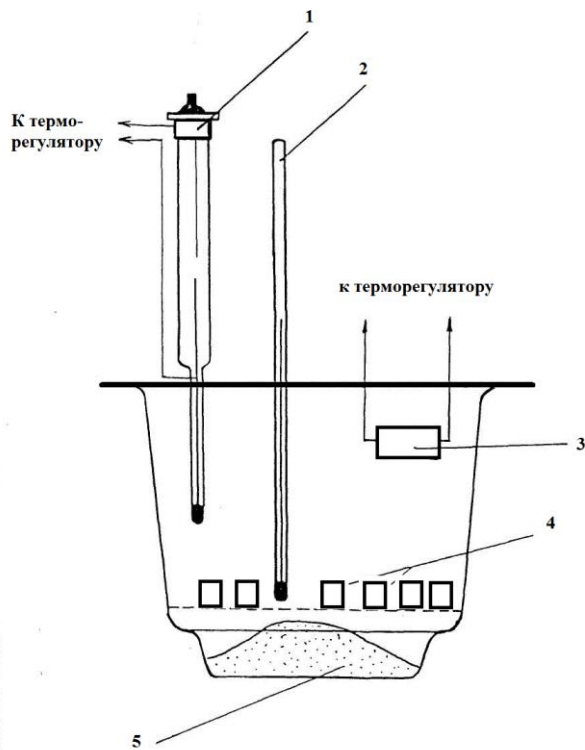


Рисунок 28 – Термостатируемый эксикатор для измерения устойчивости кокциnellид к высыханию: 1 – контактный термометр; 2 – контрольный термометр; 3 – нагреватель; 4 – садки с жуками; 5 – гранулированный хлорид кальция

Сравнительное изучение устойчивости к высыханию проведено для восьми видов кокциnellид. Виды подбирали таким образом, чтобы охватить основные экологические группы коровок, выделяемые по типам местообитания. Группу гигрофилов в эксперименте представляли *Anisosticta 19-punctata* и *Hippodamia 13-punctata*. Группу лесных мезофилов представлял *Thea 22-punctata*. От группы луговых мезофилов в эксперименте были задействованы *Coccinula 14-pustulata* и *Propylaea 14-punctata*. *Coccinella 7-punctata* и *Tytthaspis lineola* – представители группы степных мезофилов, а *Adonia variegata* – ксерофил (Тюмасева, 1979; Мизер, 1974). *Thea 22-punctata* и *Tytthaspis lineola* – мицетофаги, остальные виды – афидофаги. Всего в эксперименте использовано 950 жуков.

Общий характер изменения продолжительности жизни в сухом воздухе при различных температурах одинаков у всех изученных видов кокциnellид (рис. 29). С повышением температуры логарифм продолжительности жизни коровок в сухом воздухе уменьшается. Эта зависимость описывается выражением: $\lg t = -kt + a$, где $\lg t$ – логарифм продолжительности жизни в сухом

воздухе; t – температура воздуха (в $^{\circ}\text{C}$); k – коэффициент наклона прямых; a – значение логарифма продолжительности жизни в сухом воздухе (Томс, 1987). Коэффициент наклона прямых (k) выражает увеличение скорости потери воды телом насекомого при повышении температуры. Увеличение транспирации – следствие роста испаряющей силы воздуха с ростом температуры. Различный наклон кривых на рисунке 29 отражает, таким образом, эффективность морфофизиологических регуляторных механизмов, препятствующих потере воды у разных видов кокцинеллид: чем меньше k , тем выше сопротивляемость организма к потере воды.

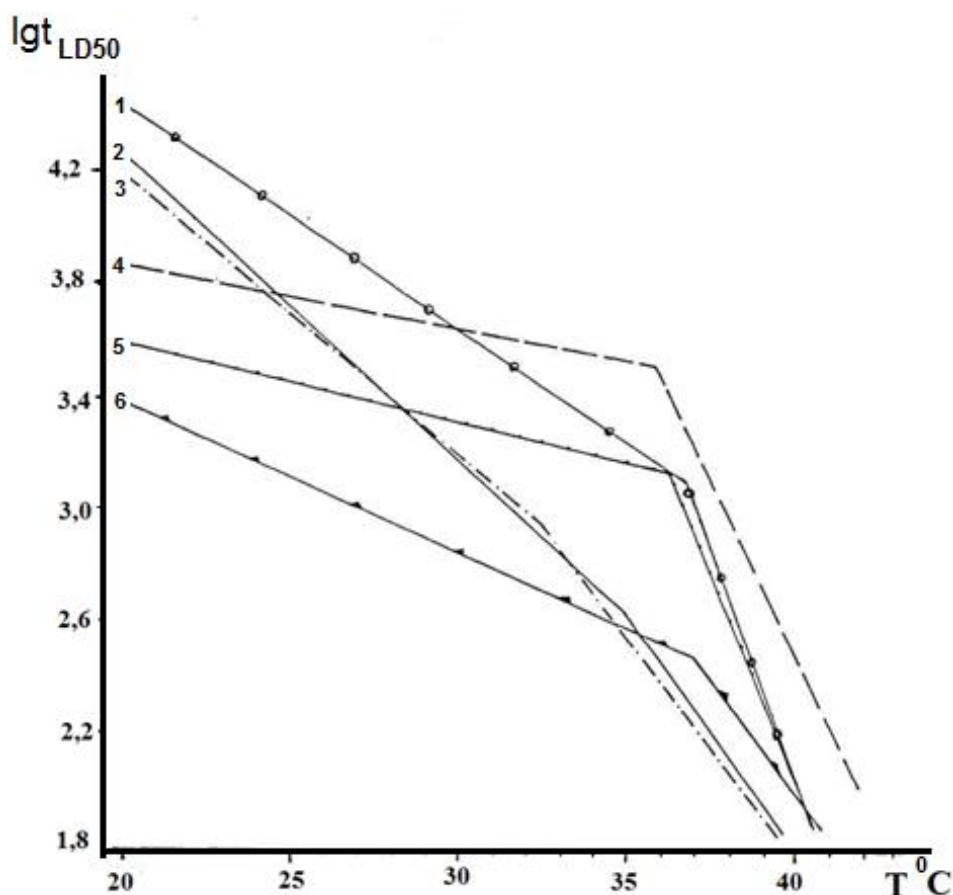


Рисунок 29 – Изменение продолжительности жизни имого кокцинеллид в сухом воздухе в зависимости от температуры: 1 – *Adonia variegata* Goeze.; 2 – *Propylaea 14-punctata* L.; 3 – *Thea 22-punctata* L.; 4 – *Tythaspis lineola* Gebl.; 5 – *Coccinella 7-punctata* L.; 6 – *Hippodamia 13-punctata* L.; lgt – десятичный логарифм средней продолжительности жизни (в часах) в сухом воздухе

При температурах, вызывающих перегрев тела, интенсивность испарения воды с его поверхности резко возрастает, что приводит к более быстрой потере

воды и смерти насекомого. Пороговая температура начала испарительного охлаждения соответствует точке перелома графиков (рис. 29).

Основные показатели устойчивости кокцинеллид к высыханию и температуры испарительного охлаждения в сравнении со значениями термо-и гигропреференции (Пекин, 1993) отражены в таблице 8.

Обращает на себя внимание близость максимальных значений термопреферендума к температуре начала испарительного охлаждения. Для *Thea 22-punctata*, *Adonia variegata* и *Coccinella 7-punctata* разница температур составляет всего 1-2 °C. Сходное явление известно для муравьев (Ушатинская, 1987). В зоне температур, не оказывающих повреждающего действия на организм кокцинеллид, логарифм продолжительности жизни при разных температурах различен и не отражает устойчивости к высыханию.

При температуре 20 °C *Adonia variegata* и *Thea 22-punctata* способны жить при сухом воздухе значительно дольше, чем *Coccinella 7-punctata*. Однако с повышением температуры воздуха продолжительность жизни *Adonia variegata* и *Coccinella 7-punctata* становится одинаковой при 36 °C, а *Thea 22-punctata* значительно уменьшает продолжительность жизни в сравнении с *Coccinella 7-punctata* уже после 28 °C (рис. 29).

Подобные изменения являются результатом действия различных механизмов повышения устойчивости кокцинеллид к высыханию.

Сравнение значений сублетальных потерь воды и коэффициентов k , отражающих эффективность морфофизиологических регуляторных механизмов, препятствующих потере воды (таблица 8), позволяет оценить, какие типы физиологических адаптаций к аридным условиям имеют наибольшее значение для каждого из изученных видов кокцинеллид. В нашем примере *Adonia variegata* и *Thea 22-punctata* имеют гораздо меньшую сопротивляемость потере воды в сравнении с *Coccinella 7-punctata*. Коэффициент k для *Coccinella 7-punctata* равен 0,03, тогда как для *Adonia variegata* и *Thea 22-punctata* он равен 0,09 и 0,11, соответственно.

Сублетальная потеря воды (в процентах от начального веса) для *Adonia variegata* составляет 42%, для *Coccinella 7-punctata* – 36%, а для *Thea 22-punctata* – 16%, т. е. способность переносить обезвоживание организма лучше выражена у *Adonia variegata*, чем у *Coccinella 7-punctata*. Имаго *Thea 22-punctata* не способны переносить значительное обезвоживание.

Вероятно, *Thea 22-punctata* достигает большей продолжительности жизни в сухом воздухе при 20 °С в сравнении с *Coccinella 7-punctata* за счет более медленного расхода резерва воды.

В пользу того, что *Thea 22-punctata* не способен испарять быстро значительное количество воды и, следовательно, не имеет эффективного физиологического механизма снижения температуры своего тела, говорят два факта. Во-первых, *Thea 22-punctata* имеет сублетальную потерю воды всего 16%, что свидетельствует о незначительном резерве воды, которая может быть использована для охлаждения тела. Во-вторых, при перегреве тела интенсивность испарения воды, следовательно, и эффективность охлаждения, возрастают незначительно. Это проявляется в очень маленьком угле перелома графика (рис. 29) после пороговой температуры испарительного охлаждения. У *Tytthaspis lineola* и *Coccinella 7-punctata*, имеющих эффективные механизмы регулирования транспирации, после достижения температуры испарительного охлаждения интенсивность потери воды значительно возрастает, что приводит к быстрой гибели от высыхания.

Виды коровок, у которых изучалась устойчивость к высыханию, можно разделить на три группы согласно типу их адаптаций к гидротермическому фактору. К первой группе видов, в которой развитие адаптаций к аридным условиям пошло по пути повышения эффективности морфофизиологических механизмов регуляции транспирации, можно отнести *Coccinella 7-punctata* и *Tytthaspis lineola*. Оба вида имеют незначительный водный резерв для испарения с поверхности тела. Сублетальная потеря воды для *Tytthaspis lineola* составляет 33% от начального веса, а у *Coccinella 7-punctata* – 28%. Однако оба вида термофильны. Максимальные значения термопреферендума и

температурные пороги начала испарительного охлаждения для этих видов близки и лежат около 37 °С. Вероятно, в связи со способностью переносить значительное нагревание тела и относительно небольшим запасом свободной воды в теле у этих видов кокцинеллид совершенствуются морфофизиологические механизмы регуляции транспирации. По набору занимаемых биотопов оба вида относятся к группе степных мезофиллов.

Adonia variegata – представитель второй группы видов, в которой развитие комплекса адаптаций к аридизации пошел по пути увеличения способности перенесения значительного обезвоживания организма (до 42% от начального веса). Механизм регуляции транспирации у этого вида неэффективен, однако высвобождение достаточно большого количества воды позволяет, вероятно, эффективно регулировать температуру тела и занимать ксерофитные станции.

В третью группу входят виды, неустойчивые к высыханию. Однако внутри этой группы имеются два эколого-физиологических варианта кокцинеллид: во-первых, виды, не способные к эффективной физиологической терморегуляции, например, *Thea 22-punctata* и *Propylaea 14-punctata*; во-вторых, виды эффективно испаряющие воду с поверхности тела, такие как *Hippodamia 13-punctata* и *Anisosticta 19-punctata*.

Для *Thea 22-punctata* и *Propylaea 14-punctata* характерна четко выраженная стациальная приуроченность: *Thea 22-punctata* – лесной мезофилл, мицетофаг, в районе исследования основная масса жуков концентрируется в березовых колках (под пологом леса); *Propylaea 14-punctata* – луговой мезофилл, афидофаг. У обоих видов хорошо выражено термопреферентное поведение.

Виды, способные к повышенной транспирации воды с поверхности тела (*Anisosticta 19-punctata* и *Hippodamia 13-punctata*), гигрофильны и имеют невысокие значения термопреферендумов (таблица 8).

Основные показатели устойчивости к высыханию некоторых видов кокцинеллид в сравнении со значениями их термо- и гигропреферендумов

ВИД	Коэффициент наклона к	Логарифм продолжительности жизни в сухом воздухе при 0 °С	Сублетальная потеря воды, % от начального веса	Температура начала испарительного охлаждения, °С	Термопреферендум (max), °С	Гигропреферендум	Экологическая группа
<i>Th.22-punctata</i>	0,11	6,42	16	32,5±0,5	31±0,97	70	ГМ*
<i>Pr.14-punctata</i>	0,11	6,42	26	35±0,5	31±0,9	–	М
<i>Adonia variegata</i>	0,09	6,34	42	37,0±1,0	35±0,75	20	К
<i>C. 14-pustulata</i>	0,07	5,52	31	37,7±1,0	31±0,82	50	КМ
<i>A.19-punctata</i>	0,07	5,07	35	35,0±0,5	27±0,7	100	ГМ
<i>H.13-punctata</i>	0,06	4,6	29	36,5±0,5	26±0,82	70	ГМ
<i>T.lineola</i>	0,03	4,5	33	36,0±1,0	37±0,72	40	КМ
<i>C.7-punctata</i>	0,03	4,2	28	36,0±1,0	37±0,97	50	КМ

Примечание: * ГМ – гигромезофилл, М – мезофилл, КМ – ксеромезофилл, К – ксерофил

Обитание в околотовных биотопах, в атмосфере сповышенной влажностью воздуха, вероятно, способствует развитию механизмов интенсивной транспирации для предотвращения перегрева тела.

По типу адаптации к аридизации *Coccinula 14-pustulata*, вероятно, занимает промежуточное положение между *Adonia variegata*, с одной стороны, и *Coccinella 7-punctata* и *Tytthaspis lineola* – с другой.

Таким образом, для кокцинеллид, вероятно, характерны следующие основные направления совершенствования физиологической терморегуляции:

1. Повышение эффективности механизмов регуляции транспирации: а) развитие механизмов, препятствующих потере воды на фоне повышения термоустойчивости (*Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*); б) развитие механизмов, способствующих повышенной транспирации на фоне невысокой термоустойчивости и достатка водного ресурса (*Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 1-punctata*);

2. Развитие способности перенесения значительного обезвоживания тела (*Adoniava riegata*).

Физиологические механизмы терморегуляции хорошо развиты у кокцинеллид, адаптированных к крайним значениям влажности. У мезофильных видов (*Thea 22-punctat*, *Propylaea 14-punctata*) эти механизмы менее эффективны.

2.5.3.2. Измерения внутриполостных газовых объемов в теле кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*)

Существующая к настоящему моменту практика описания и выделения жизненных форм насекомых показывает, что габитус насекомого – одна из важнейших экологоморфологических характеристик. Габитус жука во многом определяется формой надкрылий, с которой в свою очередь связан объем субэлитральной полости.

Считается, что одной из главных функций субэлитральной полости является сокращение потерь воды при дыхании (Дизер, 1955; Cloudsley-Tompson, 1964). Предполагают, что функционально близки к субэлитральной полости воздушные мешки (Томс, 1987). Внутриполостные газовые объемы предохраняют от прямого контакта с сухой атмосферой влажную дыхательную поверхность, через которую идет газообмен. Оценить истинное значение внутриполостных газовых объемов, как одного из элементов морфофизиологической системы адаптаций организма насекомого к аридным условиям, возможно только после прямых измерений устойчивости к высыханию, объемов трахейной системы и субэлитральной полости. К сожалению, достаточно простых и точных методов для измерения микроскопических внутриполостных объемов газа в теле насекомого нам не известно. В то же самое время, внутриполостные газовые объемы могут явиться своеобразным «мостиком», связывающим габитуальные черты кокцинеллид с комплексом их гидротермических адаптаций.

Для измерения внутриполостного объема воздуха у кокциnellид нами разработан метод, основанный на зависимости архимедовой силы (F_a) от объема тела (V_t) (Pekin, 1991).

Газовая компонента тела насекомого, в отличие от твердожидкостной компоненты, сжимаема. Погрузив насекомое в жидкость, и изменяя внешнее давление вследствие сжимаемости газа в теле, мы можем изменять силу Архимеда (F_a). Измерив F_a , легко рассчитать объем газовой компоненты погруженного в жидкость тела.

F_a равна силе тяжести (F_t) в случае, когда тело плавает в толще жидкости. Такого состояния добивались изменением давления. Зная вес и плотность тела коровки, объем внутриполостного газа рассчитывали следующим образом:

$$F_a = F_t \text{ или } P_{\text{ж}} V_o = m,$$

$V_o = m/P_{\text{ж}}$, где V_o – объем тела коровки со сжатым внутриполостным воздухом; m – масса тела коровки; $P_{\text{ж}}$ – плотность жидкости.

$V_o = V_t + V_{\text{гс}}$, где V_t – объем твердожидкостной компоненты; $V_{\text{гс}}$ – объем газа сжатого.

$V_t = m/P_t$, где P_t – плотность тела (твердожидкостной компоненты) коровки.

$$\text{Отсюда, } V_{\text{гс}} = m/P_{\text{ж}} - m/P_t$$

Зная, во сколько раз изменится объем газа при сжатии, по первому газовому закону находим объем газовой компоненты при нормальном давлении:

$V_{\text{г}} = P V_{\text{гс}} / P_{\text{ат}}$, где $V_{\text{г}}$ – объем внутриполостного газа нормальный; P – давление, при котором коровка находится во взвешенном состоянии; $P_{\text{ат}}$ – нормальное атмосферное давление.

Полный объем коровки ($V_{\text{п}}$) вычисляли как сумму объемов твердожидкостной компоненты и внутриполостного газа.

Для проведения межвидовых сравнений по данному параметру вычислялся коэффициент воздухоемкости (G):

$$G = V_{\text{г}} / V_{\text{п}} * 100\%$$

Для измерений воздухоемкости тела коровки нами построен и использовался прибор, схема которого изображена на рисунке 30.

Жидкость, в которой ведутся измерения, должна хорошо смачивать поверхность насекомого и обладать достаточной вязкостью, чтобы не проникать в субэлитральное пространство и трахейную систему. Кроме этого необходимо, чтобы плотность жидкости ненамного превосходила плотность насекомого. Это позволяет снизить величину давления, необходимого для погружения насекомого, и повысить точность измерений. В нашем приборе в качестве рабочей жидкости применялось растительное масло. Так как вязкость масла меняется в зависимости от температуры, все измерения проведены при 20 °С.

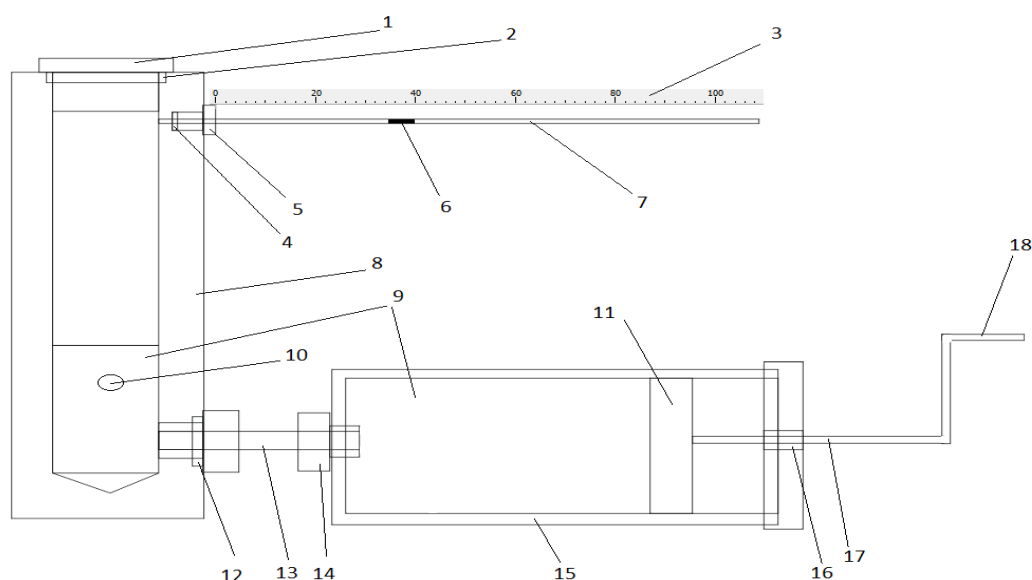


Рисунок 30 – Схема установки для измерения микроскопических газовых объемов в теле насекомого: 1 – пробка загрузочного отверстия; 2 – уплотнительное кольцо; 3 – шкала капилляра-монотра; 4 – уплотнительное кольцо; 5 – резьбовая втулка зажима капилляра; 6 – капля ртути; 7 – капилляр-манотра; 8 – прозрачный цилиндр; 9 – рабочая жидкость (масло); 10 – насекомое; 11 – поршень; 12 – уплотнительное кольцо; 13 – трубка; 14 – фланец трубки; 15 – цилиндр; 16 – резьбовая втулка; 17 – винтовой шток; 18 – ручка винтового штока

Основной недостаток данного метода в том, что для расчета необходима плотность тела жука (твердожидкостной компоненты), которую необходимо измерять отдельно¹.

¹ В настоящий момент недостаток метода устранен см. Пекин В.П. Патент на изобретение №2618504 способ определения плотности тел

Для измерения плотности твердожидкостной компоненты тела пользовались объемным методом. В мерный цилиндр с бензином помещали 50 предварительно взвешенных жуков, которые раздавливались под слоем жидкости. При этом удалялся воздух из крупных полостей. Из трахейной системы воздух удалялся путем понижения давления. При понижении давления трахейный воздух, расширяясь, выходит наружу. При разряжении следили за тем, чтобы не началось кипение жидкости.

Значения плотностей некоторых видов кокцинеллид приведены в таблице 9.

Таблица 9

Плотности тела (твердожидкостной компоненты) некоторых видов кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*)

ВИД	кг/м ³
<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	1200
<i>Propylaea 14-punctata</i> L.	1208
<i>Adonia variegata</i> Goeze.	1172
<i>Bulaea lichatschovi</i> Hum.	1160
<i>Anisosticta 19-punctata</i> L.	1250
<i>Thea 22-punctata</i> L.	1275
<i>Tytthaspis lineola</i> Gebl.	1200
<i>Hippodamia 13-punctata</i> L.	1160
<i>Anatis ocellata</i> L.	1257

Плотность твердожидкостной компоненты тела у разных видов кокцинеллид меняется незначительно (k вариации = 3,34). Исходя из этого, все расчеты воздухоемкости проводились с использованием средней плотности тела кокцинеллид ($1209 \pm 13,46$ кг/м³).

Измерения воздухоемкости тела проведены для *Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*, *Hippodamia 13-punctata*, *Coccidula rufa*, *Adonia variegata*, *Thea 22-punctata* и *Propylaea 14-punctata*, являющихся типичными представителями различных экологических групп, выделяемых по типам местообитаний. Результаты измерений сведены в таблицу 10.

Среди кокцинеллид, у которых проведены измерения воздухоемкости тела, четко выделяются два габитуальных типа. Это коровки с уплощенным

телом, такие как *H. 13-punctata* и *C. rufa*, и полушарообразным – *C. 7-punctata*, *T. lineola*, *T. 22-punctata*, *P. 14-punctata*. В целом для коровок с уплощенным телом характерна меньшая воздухоемкость тела в сравнении с полушарообразными кокцинеллидами. Однако *T. 22-punctata*, являясь по габитусу представителем полушарообразных, имеет самую маленькую воздухоемкость тела (всего $26,6 \pm 0,7\%$ от общего объема тела) среди изученных видов.

Таблица 10

Воздухоемкость тела имаго кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*)

вид	внутриполостной объем воздуха М ³	объем тела жука М ³	воздухоемкость тела G
<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	$2,76 \cdot 10^{-8} \pm 0,32 \cdot 10^{-8}$	$3,22 \cdot 10^{-8} \pm 0,29 \cdot 10^{-8}$	$45,8 \pm 1,8$
<i>Tytthaspis lineola</i> Gebl.	$1,67 \cdot 10^{-9} \pm 0,21 \cdot 10^{-9}$	$3,10 \cdot 10^{-9} \pm 0,39 \cdot 10^{-9}$	$34,6 \pm 3,2$
<i>Hippodamia 13-punctata</i> L.	$8,36 \cdot 10^{-9} \pm 2,83 \cdot 10^{-9}$	$1,92 \cdot 10^{-9} \pm 0,07 \cdot 10^{-9}$	$30,3 \pm 1,5$
<i>Coccidula rufa</i> Herbst.	$5,76 \cdot 10^{-10} \pm 0,54 \cdot 10^{-10}$	$1,50 \cdot 10^{-10} \pm 0,16 \cdot 10^{-10}$	$27,5 \pm 0,6$
<i>Adonia variegata</i> Goeze	$3,24 \cdot 10^{-9} \pm 0,26 \cdot 10^{-9}$	$8,15 \cdot 10^{-9} \pm 0,54 \cdot 10^{-9}$	$27,6 \pm 1,5$
<i>Thea 22-punctata</i> L.	$2,79 \cdot 10^{-9} \pm 0,17 \cdot 10^{-9}$	$7,66 \cdot 10^{-9} \pm 0,43 \cdot 10^{-9}$	$26,6 \pm 0,7$
<i>Propylaea 14-punctata</i> L.	$5,30 \cdot 10^{-9} \pm 1,73 \cdot 10^{-9}$	$7,13 \cdot 10^{-9} \pm 0,80 \cdot 10^{-9}$	$42,6 \pm 0,6$

Примечание: плотность твердожидкостной компоненты тела коровки = $1209 \pm 13,46$ кг/м³

Сравнение значений воздухоемкости тела кокцинеллид с данными по их устойчивости к высыханию (таблица 11) и с характером стациального распределения подтверждает значение внутриполостных газовых объемов как морфоадаптации, уменьшающей потерю воды организмом.

Виды *C. 7-punctata* и *T. lineola* предпочитают открытые, хорошо прогреваемые биотопы. Эти виды устойчивы к высыханию и имеют полушаровидную форму тела, сочетающуюся с высокой воздухоемкостью. Виды: *H. 13-punctata* и *C. rufa* обычные обитатели околородных биотопов, неустойчивые к высыханию и имеющие уплощенное тело. Воздухоемкость тела у этих видов 27-30%. Однако, вид *A. variegata* – ксерофил, предпочитающий открытые степные биотопы, не имеющий хорошо развитой субэлитральной полости (уплощенная форма тела). Воздухоемкость тела у жуков этого вида сравнима с гигрофилами.

Вероятно, неоднозначность связи между показателями устойчивости к высыханию с габитусом жуков и воздухоемкостью их тела, наблюдаемая в данном случае, определяется тем, что как устойчивость к высыханию определяется множеством механизмов, так и внутриполостные газовые объемы могут иметь множественную функцию.

Таблица 11

Основные показатели устойчивости к высыханию некоторых видов кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*) в сравнении с воздухоемкостью тела

вид	Сублетальная потеря воды в % от начального веса	температура начала испарительного охлаждения, °C	Логарифм продолжительности жизни в сухом воздухе при 0 °C	Воздухоемкость тела (G)
<i>Th.22-punctata</i>	16	32,5 ± 0,5	6,42	26,6±0,7
<i>Pr.14-punctata</i>	26	35,0 ± 0,5	6,42	42,6±0,6
<i>A. variegata</i>	42	37,0 ± 1,0	6,34	27,6±1,5
<i>H.13-punctata</i>	29	36,5 ± 0,5	4,60	30,3±1,5
<i>T. lineola</i>	33	36,0 ± 1,0	4,50	34,6±3,2
<i>C.7-punctata</i>	28	36,0 ± 1,0	4,20	45,8±1,8

Такой вид как *Propylaea. 14-punctata* является луговым мезофиллом, имеющим слабую устойчивость к высыханию и относительно невысокое значение максимальной температуры преференции (31 °C) (Пекин, 1993). В то же время, данный вид способен заселять открытые и хорошо прогреваемые станции. Вероятно, значительный объем субэлитральной полости может использоваться этой коровкой как защита от перегрева тела.

У сходной по устойчивости к высыханию и термопреферендуму *T. 22-punctata*, но обитающей в затененных станциях (березовые колки), объем субэлитральной полости небольшой.

Таким образом, большая воздухоемкость тела, складывающаяся из газового объема трахейной системы и объема субэлитральной полости, повышает общую устойчивость кокцинеллид к аридным условиям, что, вероятно, связано с теплоизоляционными свойствами воздушной прослойки субэлитральной полости и созданием постепенного градиента влажности между дыхательной поверхностью и внешней средой.

2.6. Габитуальное разнообразие кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*)

Южного Урала и юга Западной Сибири

Своеобразный облик организма, возникающий под воздействием определенных факторов среды, или габитус определяется большим числом морфоадаптивных структур, различных по морфофункциональной универсальности. Среди многообразия морфологических критериев, определяющих габитус, форма тела (особенно монолитных частей скелета) – наиболее консервативный (универсальный) признак. Резкое изменение габитуса сопряжено в эволюции с возникновением крупных систематических подразделений в рамках семейств (Мордкович, 1977). В связи с этим изучение габитуального разнообразия таксона, в рамках которого разрабатывается конкретная система жизненных форм, является первым и совершенно необходимым этапом работы экосистематика, а в основу классификации жизненных форм, вероятно, должны быть положены габитуальные типы. Считается, что габитус кокцинеллид относительно однообразен и весьма специфичен для семейства в целом (Савойская, 1983). Специального изучения габитуального разнообразия имаго жуков в семействе до наших работ (Пекин, 1992) не проводилось.

2.6.1. Методика изучения габитуального разнообразия коровок

Существующие подходы описания форм тела насекомых с использованием систем морфометрических индексов, на наш взгляд, страдают субъективностью в выборе индексов и самого принципа описания. Обсуждаемые в современной литературе методы геометрической морфометрии (Павлинов, 1999) не дают возможности широких межтаксонных сравнений, необходимых в экосистематике, в случае отсутствия гомологичных структур, определяющих габитус. В связи с этим, в данной работе применен разработанный нами метод описания форм организмов на круговых матрицах (Пекин, 2003).

Так как изучение габитуального разнообразия кокцинеллид проводилось

по их проекциям, то приведение проекций жуков к одному масштабу проведено через площади проекций, в этом случае значение единичной координаты соответствует радиусу круга, равного по площади проекции жука.

Область многообразия форм кокциnellид получена способом наложения проекций и представлена на рисунке 31.

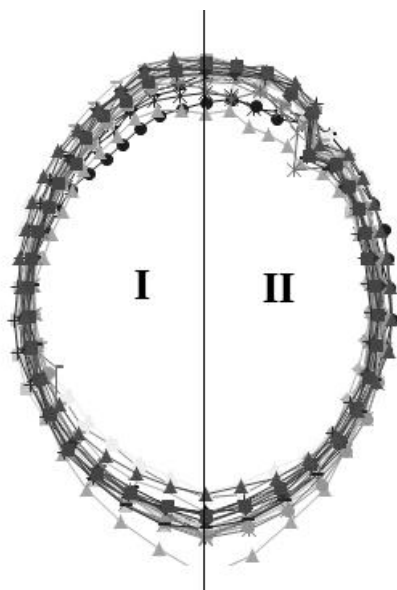


Рисунок 31 – Область многообразия форм кокциnellид (*Coleoptera, Coccinellidae*) степной зоны Южного Урала и юга Западной Сибири; I – латеральная проекция; II – правая сторона дорсовентральной проекции

Методом кластерного анализа область многообразия форм кокциnellид разбита на подобласти, соответствующие вариантам габитусов, а полученная дендрограмма с тремя уровнями ветвления определила иерархию габитусов. В качестве соподчиненных категорий габитусов кокциnellид были приняты типы, формы и варианты. Всего обработано 36 видов, составляющих фаунистическое ядро кокциnellид данного региона. Для морфологических исследований использовано свыше 500 экземпляров коровок.

2.6.2. Система габитусов коровок

Все рассматриваемые представители семейства кокциnellид по форме тела делятся на два габитуальных типа, что совпадает с таксономическим делением семейства *Coccinellidae* на подсемейства *Epilachninae* и *Coccinellinae*. Причина такого совпадения в ярком габитуальном своеобразии представителей

подсемейства *Epilachninae*, что выражено в значительно меньших размерах переднеспинки относительно общих размеров тела. Кокциnellиды, относящиеся к габитуальному типу «*Epilachninae*», характеризуются крупным или средних размеров полушаровидным телом с маленькой переднеспинкой, плотно присоединенной к элитрам (рис. 32 А).

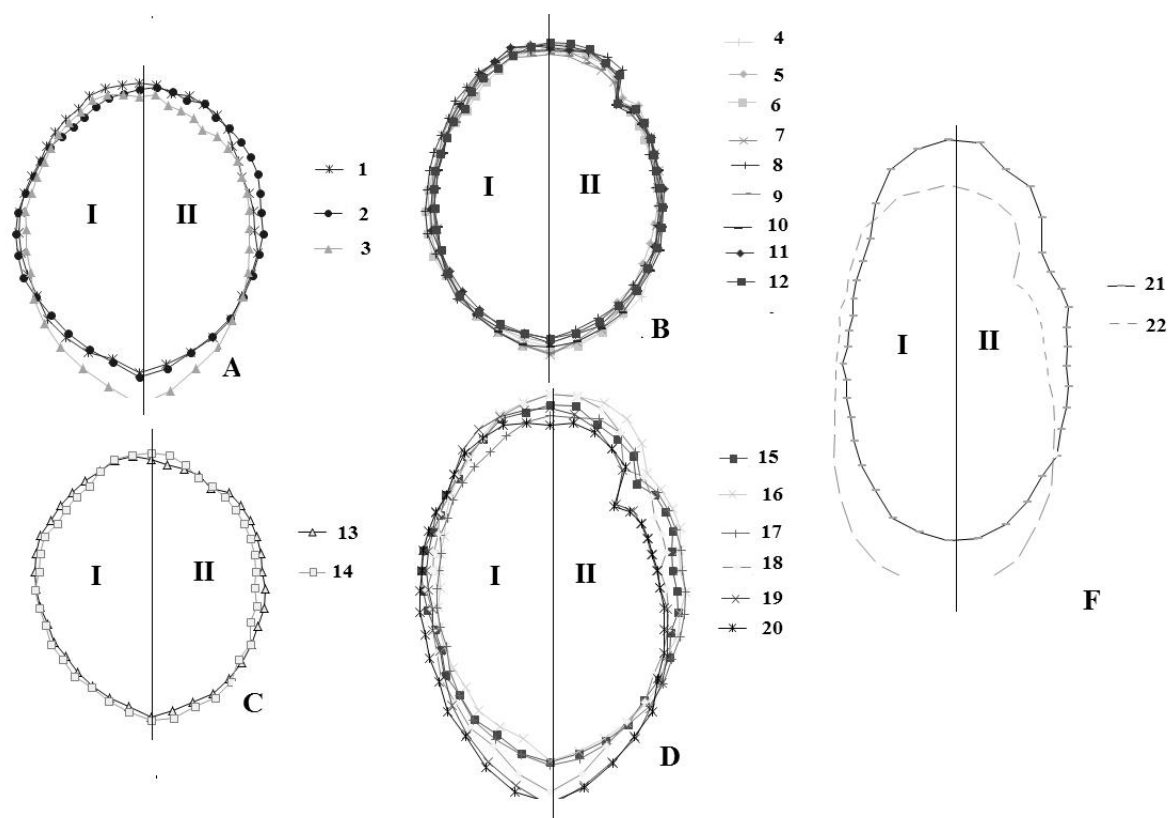


Рисунок 32 – Варианты габитуса кокциnellид: А – вариант «крупнотелые»; В – вариант «универсал»; С – вариант «шляпообразные»; F – вариант «узкотелые»; D – вариант «овальные». I – латеральная проекция; II – правая сторона дорсовентральной проекции;

1– *Subcoccinella 24-punctata* L.; 2– *Epilachna 28-maculata* Motsch.; 3– *Epilachna* sp.; 4 – *Calvia 15-guttata* Fabr.; 5 – *Coccinella divaricata* Ol.; 6 – *Anatis halon*; 7 – *Semiadalia 11 notata*; 8 – *Neomysia (Sospita) gebleri* Crotch; 9 – *Coccinella nivicola* Muls.; 10 – *Neomysia (Sospita) oblongoguttata* L.; 11 – *Anatis ocellata* L.; 12 – *Coccinella 3-asciata* L.; 13 – *Chilocorus renipustulatus* Sciriba; 14 – *Exochomus flavipes* Thunb.; 15 – *Adonia variegata* Goeze.; 16 – *Mirra 18-guttata* L.; 17 – *Harmonia 4-punctata* Pont.; 18 – *Adonia amoena* Fald.; 19 – *Hippodamia 13-punctata* L.; 20 – *Hippodamia 7-makulata* Deg.; 21 – *Anisosticta 19-punctata* L.; 22 – *Coccidula scutellata* Herbst.

Внутри габитуального типа «*Coccinellinae*» выделяются две резко отличающиеся по габитусу группы кокциnellид: форма «плоские» и форма «полушарообразные». Кокциnellиды, относящиеся к типу «*Coccinellinae*», по форме «полушарообразные» и характеризуются более округлым и выпуклым телом (рис. 32 В). Представители типа «*Coccinellinae*» имеют формы

2.7. Система жизненных форм или экологических групп кокциnellид

В рамках структурного подхода изучения экосистем жизненная форма фактически тождественна экологической группе, поэтому большинство известных систем жизненных форм, по сути, являются системами экологических групп (Кирпотин, 2005 а). В связи с тем, что экологическая группа является логическим конструктом, то и их классификация является искусственной. Тем не менее, разработка искусственной классификации не лишена смысла, т.к. она является удобной формой обобщения накопленных сведений по экологии таксона (Любищев, 1982).

Известны различные формы классификаций, из которых наиболее часто разрабатываются иерархические, комбинативные и параметрические классификации. Последний тип классификаций наиболее редкий в практике обобщения данных по биоразнообразию, но и наиболее прогностичный. Так как прогностичность классификации – критерий ее естественности (Любищев, 1982), то немногочисленность параметрических классификаций может быть объяснена искусственностью выделения экологических групп.

Сам факт построения параметрической классификации указывает на открытие закона, которому подчинено биологическое многообразие форм, а широта охвата биоразнообразия параметрической классификацией является своеобразным мерилем фундаментальности выявленного закона.

Как указывалось выше, экологическая группа является порождением пространственного подхода в экологии и вытекает из Хатчинского представления об экологической нише. Многомерность экологического пространства предопределяет трудности в построении параметрической системы экологических групп, выделенных на разных основаниях. В практике экологических исследований параметрические классификации вырождаются в описание отклика различных организмов на изменение напряженности какого-либо одного фактора (рис. 25-26) или их констелляции (рис. 13, 14). Более того, сама экологическая группа – это классификационный продукт, причем полученный в рамках различных классификаций. Поэтому экологические

группы, выделенные на основе особенностей биотопического распределения, не могут быть сопоставлены с экологическими группами, выделенными на основе изучения термопреферендумов в единой метрической системе.

Комбинативные классификации экологических групп весьма затруднительны в связи с разномаштабностью экологических групп, выделенных по разным основаниям.

Иерархическая классификация позволяет сопоставлять экологические группы в полной мере, так как имеется возможность смены системы признаков на каждом уровне иерархии, а разномаштабность экологических групп не противоречит иерархическому принципу.

2.7.1 Обоснование иерархии экологических групп кокцинеллид

Иерархия системы жизненных форм, по нашему мнению, должна строиться в соответствии с общей организацией адаптивной системы организма. Впервые данный подход определения иерархии экоморф был применен Алеевым (1996). В нашем случае, для обоснования иерархии системы жизненных форм кокцинеллид необходимо определить связь группы адаптаций, определяющей габитус жука, с другими адаптивными комплексами, входящими в состав жизненной формы.

Объем проведенных нами морфо-экологических исследований кокцинеллид позволяет для построения системы жизненных форм использовать комплекс морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций.

Комплекс морфологических адаптаций в работе представлен системой габитусов кокцинеллид. Габитуальное разнообразие кокцинеллид рассматривается нами как результат морфо-экологической эволюции семейства. В результате в габитусе кокцинеллид отражены наиболее общие связи кокцинеллид с условиями существования. Габитуальные черты – наиболее консервативный признак. Изменение габитуса кокцинеллид в эволюции семейства сопряжено с формированием таксонов родового уровня. В соответствии с этим габитус кокцинеллид, отражающий наиболее

генерализованный комплекс адаптаций, занимает высшие ступени иерархии системы экологических групп кокцинеллид.

Комплекс физиологических адаптаций рассматривается нами в объеме трофических и гидротермических предпочтений. Трофические предпочтения кокцинеллид во многом определяют особенности их биотопического и микростациального распределения. С трофикой связан как комплекс морфо-экологических адаптаций, проявляющихся на уровне габитуса, так и комплекс поведенческих адаптаций, связанных с охотничьим поведением у хищных коровок или особенностями поведения филлофагов.

И наконец, самый подвижный, в плане онтогенетической и сезонной динамики, комплекс адаптаций – термо- и гигропреферентное поведение коровок в предлагаемой системе имеет низший иерархический уровень. Данный комплекс адаптаций осуществляет тонкую подстройку морфофизиологических запросов организма к условиям существования и меняется в соответствии с физиологическим состоянием жука. Термо- и гигропреферентное поведение определяет топическое и микростациальное положение кокцинеллид в экосистеме.

В результате иерархия предлагаемой системы жизненных форм кокцинеллид, являющейся, по сути, системой экологических групп, представлена шестью уровнями. С шестого по четвертый уровень иерархии система отражает иерархию габитусов кокцинеллид и включает такие уровни, как тип габитуса, форма габитуса и вариант габитуса (рис. 29). Каждый уровень отличается общностью габитуальных черт. Оставшиеся три уровня иерархии экологических групп представлены уровнем трофической ориентации (третий уровень иерархии), на котором выделяются шесть трофических групп кокцинеллид, уровнем трофической специализации (второй уровень иерархии экологических групп) и уровнем термо-гигропреферентного поведения коровок (первый уровень иерархии). Уровень трофической специализации довольно условен, т.к. разброс степени политрофии среди кокцинеллид весьма широк и меняется от миксотрофов до облигатных филлофагов. Однако, степень

трофической специализации – чрезвычайно важный параметр системы адаптаций кокцинеллид, исключение которого из иерархии адаптаций значительно обедняет эвристические качества системы жизненных форм кокцинеллид. В связи с этим, в предлагаемой системе трофическая специализация определена как параметр, имеющий две модальности – специализированный или неспециализированный в трофическом отношении вид. К экологической группе трофически специализированных кокцинеллид нами отнесены виды, имаго которых в течение всего сезона не меняют трофическую ориентацию. Так, например, *Coccinella 7-punctata* отнесена нами к группе неспециализированных афидофагов не по причине значительного разнообразия видов тли, которыми способен питаться жук (свыше 64 видов), а по причине того, что коровка способна кроме тли питаться другими мелкими насекомыми или пылью в весенний период. При этом данный вид кокцинеллид всегда отдает явное предпочтение тле. У специализированных афидофагов сезонные изменения трофической ориентации, как правило, не выражены.

В результате имаго кокцинеллид в объеме фауны Урала и юга Западной Сибири объединены в 18 групп жизненных форм. Каждая группа относится к определенной трофической группе кокцинеллид и определенному варианту, форме и типу габитуса. Для наглядности, каждой группе жизненных форм присвоен цветовой штрих-код, отражающий систему адаптаций (рис. 34).

2.7.2. Экологическое обоснование иерархической системы жизненных форм кокцинеллид

Анализ полученной классификации жизненных форм кокцинеллид нам представляется целесообразным организовать в виде выяснения информативности каждого уровня в иерархии системы по каждому экологическому параметру, описывающему экологию того или иного вида имаго кокцинеллид, отдельно.

Конкретно, мы попытаемся проанализировать информативность системы по таким экологическим параметрам, как трофическая специализация, термо- и гигропреферендумы, устойчивость к высыханию (гидротермические параметры), особенности биотопического распределения и общий уровень экологической пластичности в различных группах жизненных форм кокцинеллид.

2.7.2.1. Сопряженность габитуального разнообразия кокцинеллид с основными направлениями трофической специализации в семействе

Во многих системах жизненных форм высшие категории выделяются по параметрам (обычно морфологическим), тесно связанным с типом питания (Шарова, 1981; Медведев, Самодерженков, 1986). Достаточно полное обобщение трофической специализации в семействе проведено Г.И. Савойской (1983). Результатом этого обобщения явилась классификация экологических групп кокцинеллид в зависимости от объектов питания, а также выявлены основные пути пищевой специализации таксонов различного ранга.

На уровне подсемейств коровок идет дифференциация на растительноядные и хищные виды жуков. Филлофаги объединены в подсемействе *Epilachninae* (Савойская, 1983). В подсемействах *Lithophilinae* и *Coccinellinae* подавляющее количество видов – хищники, однако есть и палинофаги, которые объединяются в трибе *Bulaeini*, а также мицетофаги, объединяемые в двух трибах: *Psylloborini* и *Tytthaspini*.

Подсемейство *Coccinellinae* объединяет наибольшее число трофических групп кокцинеллид. Среди представителей этого подсемейства встречаются кокцидофаги (в восьми трибах: *Scimnini*, *Coelopterini*, *Telsimiini*, *Hyperaspini*, *Chilocorini*, *Noviini*, *Coccidulini*, *Sukunahikonini*), афидофаги (*Coccinnellini*, *Platynaspini*) и акарифаги (*Stetthorini*).

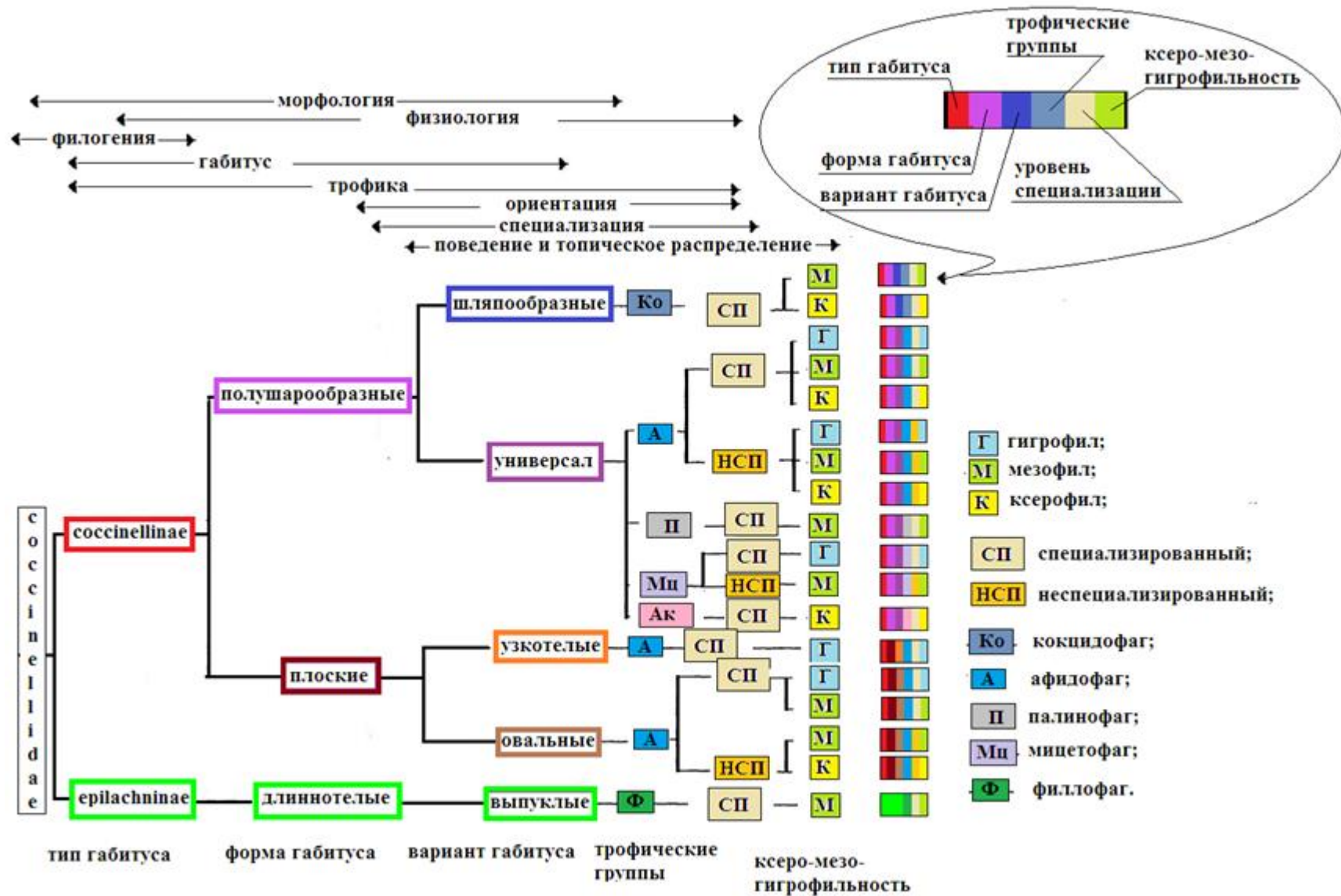


Рисунок 34 – Иерархическая система жизненных форм кокциinelлиd

Среди хищных кокцинеллид афидофаги наименее специализированная в трофическом отношении и наиболее богатая видами группа кокцинеллид. Именно среди афидофагов большое число видов, которые в качестве дополнительного питания способны использовать пыльцу, нектар, грибки, листоблошек и трипсов. С группой афидофагов связаны кокцинеллиды палинофаги (*Bulaenini*) и мицетофаги (*Psilloborini*, *Tytthaspini*), о чем свидетельствует питание афидофагов пыльцой и грибами. Считают, что палинофагия и мицетофагия носит вторичный характер (Савойская, 1983).

Распределение трофических групп кокцинеллид внутри выделенных нами пяти вариантов габитуса отражено на рисунке 34, из которого видно, что все изученные виды кокцинеллид разделяются на два габитуальных типа: тип «*Epilachninae*» и тип «*Coccinellinae*». Кроме соответствия этого деления делению на подсемейства, оно отражает два основных направления трофической специализации в семействе. Все филлофаги сосредоточены в подсемействе *Epilachninae*. В предлагаемой системе габитусов кокцинеллид все специализированные фитофаги, а точнее филлофаги, сосредоточены в габитуальном типе «*Epilachninae*», а все хищники – в типе «*Coccinellinae*». Наличие мицетофагов и палинофагов в габитуальном варианте «универсал» не типично для этой габитуальной группы коровок. Причина попадания этих трофических групп в габитуальный тип, где сосредоточены хищные виды коровок, в том, что мицетофагия и палинофагия у кокцинеллид носит вторичный характер (Савойская, 1983). В данном случае мы, вероятно, сталкиваемся с явлением, когда трофическая специализация, прошедшая на уровне физиологических адаптаций, еще не затронула целиком систему морфологических адаптаций и пока не привела к формированию оригинального варианта габитуса.

На следующем уровне иерархии системы габитусов при выделении в типе «*Coccinellinae*» формы «плоские» и формы «полусферообразные» наблюдается дальнейшая детализация трофических групп. Так, в форме «плоские» объединены группы видов, специализирующихся в направлении афидофагии.

Трофические связи в форме «полусферообразные» более разнообразны. Сюда входят хищные кокцинеллиды с различным уровнем трофической специализации, а также вторично растительноядные виды.

На низшем уровне иерархии габитусов наблюдается дифференциация экологических групп кокцинеллид по степени трофической специализации. Например, в варианте «узкотелые» объединяются виды, специализирующиеся только на питании тлями с трав. Это такие виды, как *Coccidula rufa*, *C. scutellata*, *C. suturalis*. В варианте «шляпообразные» сосредоточены, главным образом, специализированные кокцидофаги, такие, как *Chilocorus 2-pustulatus*, *Ch. renipustulatus*. Вариант «овальные» объединяет афидофагов с различным уровнем трофической специализации, а вариант «универсал» характеризуется наличием большого числа трофически неспециализированных форм.

Таким образом, использование нового метода описания форм в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести тела, впервые позволило выявить многообразие форм коровок без привязки к морфологическим структурам и построить систему габитусов кокцинеллид. В системе габитусов кокцинеллид Южного Урала и юга Западной Сибири отражаются основные направления трофической специализации в семействе, что указывает на тесное взаимодействие двух уровней адаптивной системы организма: комплекса эколого-морфологических адаптаций, определяющего габитус жука, и физиолого-биохимических адаптаций, проявляющихся в его трофической специализации. Вместе с этим, наблюдаемая в семействе широкая трофическая радиация, результатом которой явилось формирование четко выраженных групп афидофагов, кокцидофагов, мицетофагов, палинофагов и филлофагов, не сопровождается разнообразием вариантов габитуса. Следовательно, исходя из принципа соответствия иерархии системы жизненных форм общей организации адаптивной системы организма, для выделения высших категорий жизненных форм кокцинеллид должны быть использованы морфоадаптации, определяющие габитус жука, а физиолого-биохимические адаптации, определяющие его трофическую специализацию,

очерчивают жизненные формы более низкого ранга. Кроме этого, факт сопряженности габитуального разнообразия коровок с таксономическим делением семейства на подсемейства в сочетании с габитуальным своеобразием семейства кокцинеллид, в целом, оправдывает широкую практику построения систем жизненных форм в энтомологии для семейств насекомых.

2.7.2.2. Отражение иерархической системой жизненных форм гидротермических параметров кокцинеллид в различных группах жизненных форм

Характер отношения коровок к гидротермическому фактору определяется на всех уровнях систем адаптации организма и находит свое отражение как на уровне морфологии, так и на физиологическом и поведенческом уровнях. Поэтому определенный характер отношения групп жизненных форм к гидротермическому фактору проявляется уже на уровне иерархии габитусов системы жизненных форм (рис. 34).

Для групп жизненных форм, входящих в форму «плоские», характерна более ярко выраженная гигрофилия, в сравнении с кокцинеллидами из формы «полусферообразных». В форме «плоские» подавляющее количество видов кокцинеллид относится к экологической группе гигро-мезофилов и гигрофилов. Это такие виды, как *Hippodamia 13-punctata*, *Anisosticta 19-punctata*, *Coccidula rufa*, *Semiadalia notata*. В форме «полусферообразные» гораздо большее количество видов, относящихся к экологическим группам ксерофилов, ксеро-мезофилов и гигро-мезофилов.

Дифференциация по гидротермическим параметрам уже на уровне форм габитусов во многом определяется субэлитральной полостью. Как было показано в разделе 2.5.3, субэлитральная полость имеет большое значение в регуляции гидротермического режима тела жука и тесно связана через форму надкрылий с его габитусом.

На четвертом и третьем уровнях иерархии системы жизненных форм (рис. 34) идет дальнейшая дифференциация групп кокцинеллид по степени

гидротермической специализации. Так, вариант «узкотелые» включает в себя только гигрофильные виды, имеющие слабую устойчивость к высыханию, сочетающуюся с невысокими значениями термопреферендума (см. конкретные значения для *Coccidula rufa* на рис. 16). Вариант «овальные» объединяет среди неспециализированных афидофагов гигро-мезофильных и ксерофильных коровок. Однако, ксерофилия в варианте «овальные» (*Adonia variegata*) не сочетается с высокой сопротивляемостью коровок к потере воды, как это обычно у ксеро-мезофиллов из варианта «универсал» (*Coccinella 7-punctata*, *Tytthaspis lineola*), что, вероятно, определяется различиями в адаптивных системах морфо-физиологического уровня. Среди представителей варианта «универсал» больше гидротермически специализированных видов в трофически специализированных группах коровок. Мицетофаги, как правило, – мезофиллы или гигрофильны (рис. 20, 34). Среди трофически неспециализированных коровок в варианте «универсал» большая доля видов, относящихся к влажности индифферентно. Это такие виды, как *Coccinella 7-punctata*, *C. divaricata* или *Propilaea 14-punctata*.

Таким образом, отражение гидротермических свойств кокцинеллид в предлагаемой системе проводится с учетом всех выделяемых адаптационных уровней организма (морфологического, физиологического и поведенческого).

2.7.2.3. Особенности биотопического распределения и общий уровень экологической пластичности в различных группах жизненных форм кокцинеллид

Выделенные группы жизненных форм в предлагаемой классификации характеризуются также определенными особенностями биотопического распределения. Так форма «плоские» объединяет кокцинеллид, большая часть которых отдает явное предпочтение околородным биотопам (все изученные виды из варианта «узкотелые») и мезофитным стадиям. Единственным исключением среди изученных видов, попадающих в форму «плоские», является *Adonia variegata* – вид, предпочитающий открытые степные биотопы.

Вместе с этим, *Adonia variegata* обычен в мезофитных стациях. По набору биотопов, в которых этот вид встречается, одни исследователи относят его в группу эврибионтов (Савойская, 1983 а; Мизер, 1973), другие – к ксерофилам (Тюмасева, 1979; Тюмасева, Лагунов, Пекин, 1984).

Изучение характера распределения *Adonia variegata* в природных и созданных в лаборатории градиентах влажности и температуры показало, что данный вид на основе поведенческих реакций должен быть отнесен в группу ксерофилов (рис. 19). Однако по устойчивости к высыханию этот вид сопоставим с гигро-мезофилами, такими как *Thea 22-punctata*, *Propylaea 14-punctata* и *Hippodamia 13-punctata* (рис. 28, таблица 10). По величине воздухоемкости тела *Adonia variegata* сопоставим с типичными гигрофилами, такими как *Coccidula rufa* (таблица 11). Противоречивость гидротермических характеристик, получаемых при эколого-физиологическом исследовании этого вида, вероятно, связана с тем, что процесс адаптации к аридным условиям затронул различные уровни адаптивной системы организма в разной степени. Если на уровне поведенческих реакций приспособления к аридным условиям ярко выражены, то на уровне габитуса представители этого вида сохраняют черты гигрофила.

Сходное явление было показано М.И. Фальковым (1979) при рассмотрении истории становления фауны чешуекрылых пустынь Средней Азии. В частности, им подмечены физиологические изменения при слабых морфологических сдвигах в процессе приспособления к аридным условиям видов чешуекрылых из преимущественно лесных и степных родов. В данном случае мы снова сталкиваемся с явлением, подтверждающим большую консервативность морфологического уровня адаптаций в сравнении с частью адаптаций физиологического уровня и, тем более, поведенческого.

Являясь отражением иерархии системы адаптации организма, предлагаемая классификация содержит информацию об общем уровне экологической пластичности в различных группах жизненных форм кокцинеллид.

Наибольшее количество экологически пластичных видов объединяет группа варианта «универсал» формы «полушарообразные». В этой группе объединяются такие широко распространенные во всех ландшафтно-климатических зонах Урала и юга Западной Сибири виды, как *Coccinella 7-punctata*, *Coccinula 14-pustulata*, *Propylaea 14-punctata*, *Thea 22-punctata*. У представителей варианта «универсал» формы «полушарообразные» наблюдается широкий спектр трофических и гидротермических адаптации. В эту группу входят виды, экологическая специализация которых не глубока, что проявляется в широте трофических спектров, в слабо выраженной стациальной приуроченности и, как следствие, более равномерном биотопическом распределении. Также у этих видов слабо выражены гигропреферентные реакций в искусственных градиентах влажности воздуха. Это такие виды, как *Coccinella 7-punctata*, *Coccinula 14-pustulata*, *Propylaea 14-punctata*, *Stetthorus punctillum*. Такой вид, как *Thea 22-punctata* в классификации коровок по стациальной приуроченности Г.И. Савойской (1983 а) относится к группе кокцинеллид, обитающих на деревьях, кустарниках и травах и обладающих широким диапазоном экологической пластичности.

Внутри варианта «универсал» дифференциация коровок по степени экологической пластичности идет в соответствии с трофической специализацией. Наивысшая экологическая пластичность характерна для группы неспециализированных афидофагов варианта «универсал». На связь уровня экологической пластичности с уровнем трофической специализации указывается в публикации Н.А. Теленга (1953). Автор указывает на то, что характерной чертой многоядных видов энтомофагов является способность к заселению самых разнообразных стаций.

На последнем, в нашей системе, уровне иерархии адаптации окончательная дифференциация по степени экологической пластичности определяется гидротермической специализацией. Как было показано в разделе 2.4., наибольшая доля экологически пластичных видов кокцинеллид входят в группу мезофиллов (рис. 15). В соответствии с этим, в предлагаемой системе

жизненных форм наиболее экологически пластичные виды кокцинеллид сосредоточены в группе мезофиллов, неспециализированных афидофагов из варианта «универсал» формы «полусферообразные». Это такие виды, как *Coccinella 7-punctata*, *Coccinula 14-pustulata*, *Propylaea 14-punctata* и *Harmonia axyridis*, широкая экологическая пластичность которых известна (Бенкевич, 1958; Холин, 1989).

В форме «плоские», экологически пластичные виды сосредоточены в группе неспециализированных афидофагов варианта «овальные» (*Adonia variegata*, *Hippodamia 13-punctata*), однако общий уровень пластичности у этих видов значительно ниже, чем у представителей в аналогичной группе из варианта «универсал» (*Coccinella 7-punctata*).

Таким образом, предлагаемая иерархическая система жизненных форм кокцинеллид отражает основные направления экологической специализации в семействе. Соответствие иерархической структуры классификации иерархии основных уровней системы адаптации организма, позволяет выделять группы жизненных форм кокцинеллид с учетом относительно большого числа экологических параметров и прогнозировать экологические особенности коровок, входящих в эти группы.

2.8. Онтологический статус жизненной формы

Всестороннее изучение имаго и личинок кокцинеллид позволяет выявить системноцелостные объекты на основе критерия экологического пространства и таким образом определить онтологический статус жизненной формы.

В соответствии с этим, выявленная нами система экологических групп кокцинеллид, демонстрирующая тесную связь и непротиворечивость между особенностями габитуса, по которым традиционно выделяются жизненные формы, термо- и гигропреферентным поведением коровок, морфофизиологическими механизмами, определяющими их устойчивость к высыханию и терморегуляцию, а также особенностями трофической специализации и другими параметрами у имаго или личинок кокцинеллид

различных видов, говорит о их системной целостности, а явное несоответствие имаго и личинок одного вида по этим параметрам указывает на наличие еще одного системного уровня организации яиц, личинок и имаго, на котором связывают эти объекты друг с другом.

Имаго, личинка и яйцо кокциnellид несопоставимы по целому ряду экологически значимых признаков, по сути, определяющих экологический облик каждого из них, но в то же время, тесно связаны между собой онтогенетическими связями, определяемыми, прежде всего, их субстратным единством. Так, мы знаем тип личинок, характерный для триб *Scymnini* и *Coccinellini* (Савойская 1983), но это соответствие первоначально установлено на субстратной основе (из такой-то личинки развивается такая-то коровка), а уже потом выделяется комплекс признаков, относящихся к уровню адаптивной системы организма (габитус, строение отдельных частей тела и т.д.). Если субстратные онтогенетические связи не установлены, то на основе описания конструкции организма, как системы, такого соответствия установить невозможно, что говорит о существовании двух системных уровней организма и двух групп признаков, соответствующих им.

В связи с рассматриваемой проблемой весьма показательна ситуация, возникшая с попыткой построения филогенетической системы прокариот на признаках субстратного уровня организации биоты, описанная Г.А. Заварзиным в его работе: "Корреляция филогенетической и экологической классификаций прокариот" (Журн. общ. Биологии, 1990). Он пишет, что "...Систематика, основанная на последовательности 16spРНК, не согласуется ни с морфологией, ни с физиологией бактерий.", "... Возникла коллизия, с одной стороны, молекулярная систематика дает единственно надежный подход к определению родства бактерий, причем результат получают одним методом, малодоступным для других групп организмов. С другой стороны, результат классификаций на филогенетической основе оказывается бессмысленным – система отражает саму себя". На наш взгляд, причина подобной «коллизии» в том, что в рамках парадигмы филогенетической системы делаются бесплодные попытки

совместного рассмотрения как минимум трех уровней системной организации биоты для построения высоко прогностичной системы – популяционно-видового уровня, организменного уровня и уровня биологического субстрата.

Несмотря на субстратное единство всех трех уровней, невозможно в рамках единой системы признаков, относящихся к разным структурным уровням организации биоты, построить классификацию, интегрирующую многообразие свойств биологических объектов, относящихся к разным уровням организации. Следствие этого – множественность биологических классификаций. Причина «коллизии» кроется в том, что для каждого уровня системной классификации биоты характерны свои эмерджентные свойства, собственная структура и собственная элементарная единица. Биологический вид невозможно описать по признакам этологическим, эколого-морфологическим, физиологическим, биохимическим и генетическим, которые относятся к разным уровням системной организации биологических объектов, и, следовательно, вид не может быть универсальной классификационной единицей. В соответствии с этим, вид обретает определенный онтологический статус только в рамках принятой теории (Павлинов, 1992, 2009; Павлинов, Любарский, 2011).

Для определения онтологического статуса жизненной формы важно то, что популяционно-видовой уровень и уровень системной организации жизненной формы различны. Если популяционно-видовой уровень является надорганизменным, то **жизненная форма, определяемая как система адаптаций, должна относиться к организменному уровню организации биоты.**

2.8.1. Соотношение понятия жизненная форма с понятиями организм, индивид, стадия онтогенеза и фаза развития

Организм – центральное и одновременно одно из самых сложных понятий биологии. Определению объема данного понятия посвящен целый ряд работ (Беклемишев, 1994 и др.). В настоящей работе мы понимаем под

организмом элементарную биологическую систему, реальный носитель жизни, характеризующийся всеми свойствами живого (Реймерс 1991, с. 307). В процессе онтогенеза организм меняет свою жизненную форму, что свидетельствует о самостоятельности данных понятий. На каждой стадии онтогенеза организм характеризуется определенным набором морфо-адаптивных структур и определенной системой биотических и абиотических взаимодействий. Система адаптаций организма на определенной стадии онтогенеза, по сути, является жизненной формой. Вместе с этим, объем понятий жизненная форма и стадия онтогенеза, как и их сущность различен. Стадия онтогенеза – этап, период в развитии организма, тогда как жизненная форма – система адаптаций организма в определенный период его развития. Кроме того, на разных стадиях онтогенеза, к примеру, выделяемых по линькам насекомого, адаптивная система организма может оставаться неизменной. В энтомологии часто используется понятие фаза онтогенеза как качественный этап, метаморфоза насекомого, такая как яйцо, гусеница или куколка. «Фаза онтогенеза» – также самостоятельное от жизненной формы понятие, характеризующее качественную определенность конкретного организма на той или иной стадии онтогенеза. Вместе с этим, жизненная форма, например, яйцо, – система адаптаций, присущая разным организмам, иногда далеким таксономически.

Индивид – особь, генетический вариант организма. Одна жизненная форма, как функциональный элемент экосистемы, обычно, представлена множеством индивидов. В процессе индивидуального развития жизненная форма, как правило, меняется.

Таким образом, жизненная форма – система организменного уровня. Но если в организме как системе главное – морфология, анатомия, физиология, или субстратная специфика и физико-химические свойства, то в организме как элементе главное – его жизненная форма – система адаптаций, определяющая специфику связи организма с внешней средой, его пространственно функциональные качества как элемента сообщества.

Онтологическая нагруженность жизненной формы определяется системой взаимодействия, где она проявляет свойства элемента. Исследователь, являясь живым организмом, вступая во взаимодействие с другим организмом, наблюдает явление жизненной формы во всем ее великолепии. При этом, наблюдаемые свойства жизненной формы будут зависеть, в том числе, и от наблюдателя, они будут отражением и внешней среды, и наблюдателя как элемента этой среды. Свойства жизненной формы относительно системы взаимодействия. В этом проявляется динамическая симметрия жизненной формы. Именно это имел в виду Д.Н. Кашкаров (1933), говоря о том, что «...в жизненной форме, как в зеркале, отражаются главнейшие доминирующие черты местообитания». Может показаться, что это приводит к полной потере определенности свойств жизненной формы, но это не так. Свойства жизненной формы определяются наличием средовых констант, т.е. факторов среды постоянного действия. Одним из таких факторов является гравитационная постоянная. В соответствии с этим, вне зависимости от наблюдателя, времени и места наблюдения, жизненная форма организма будет иметь определенный набор гравитационных адаптаций, в строгом соответствии с которым она и будет вступать во все многообразие других взаимодействий и отношений.

2.8.2. Организм как субстратная основа жизненной формы, популяции и сообщества

Как уже указывалось, обычно сообщество рассматривается как совокупность популяций. Тем самым признается их разноуровненность (соподчиненность). Однако, если элементом сообщества является жизненная форма, разноуровненность популяции и сообщества неочевидна. Более того, становится очевидна их независимость.

Организм одновременно включен в систему внутривидовых и межвидовых отношений, являясь, таким образом, субстратной основой и популяции, и сообщества. В каждой из названных систем организм проявляет различные свойства и, вследствие этого, обладает двумя системами признаков,

слабо связанными друг с другом, но объединяемых на общей субстратной основе.

В популяции происходит репродукция организма, в связи с чем важны, прежде всего, репродуктивно значимые качества организма, такие как генетические качества, качество тканевой совместимости, особенности репродуктивной морфологии и этологии (комплементарность гениталий, брачных песен и танцев). В сообществе наиболее значимы трофические связи организма, его место и роль в пищевых цепях, а также его динамические свойства, так как в биотическом сообществе решается задача обеспечения потока вещества и энергии через открытую физико-химическую систему, каковым является организм. Непрерывность вещественно-энергетического потока с определенными количественными и качественными характеристиками возможно достичь только в биотическом круговороте веществ, осуществляемым в экосистеме. Репродуктивные качества организма в экосистеме уходят на второй план, уступая место его трофо-динамическим свойствам. Механизмы, обеспечивающие репродуктивную комплементарность организмов и механизмы, определяющие их трофо-динамические свойства, независимы, и эта независимость, вероятно, берет начало в независимости соматических клеток и клеток зародышевой линии.

Вместе с этим, в каждый момент времени организм представлен той или иной жизненной формой. Поэтому и **популяция, и сообщество, как системы надорганизменные, представлены спектром жизненных форм** с той только разницей, что в популяции существенны генетические и онтогенетические связи, тогда как в сообществе они отходят на задний план. Несмотря на то, что популяция всегда представлена спектром жизненных форм, в популяционных исследованиях, как указывалось выше, понятие «жизненная форма» обычно не используется. Для популяционно-видовых исследований данное понятие излишне, по той причине, что репродукция организма осуществляется на молекулярно-генетическом уровне, т.е. на уровне биологического субстрата. Механизмы молекулярной репродукции независимы от типа биологической

конструкции. Напротив, процессы, протекающие в сообществе, не определяются биологическим субстратом, в связи с чем **понятие «жизненная форма», как функциональный элемент сообщества, необходимо.** Жизненная форма, популяция и сообщество – самостоятельные системы, но реализованные на единой субстратной основе. Относительная независимость данных систем отражается в несовпадении их границ. Как границы популяции не совпадают с границами сообщества (Северцов, 1990; Жерихин, 2003,), так и одна жизненная форма может являться элементом разных сообществ. В силу того, что все три системы реализованы на единой субстратной основе, каковой является организм, бессмысленно искать границу и соотношение между бета-архетипическими признакам и стилистическими признаками для выделения жизненных форм, как это предлагает Г.Ю. Любарский (1996). Напротив, для **выявления существенных свойств жизненной формы, как элемента, необходимо выявлять не отличия, а сходства свойств организма, проявляемых им в популяции и сообществе.**

2.8.3. Пространственная сущность жизненной формы

Жизненная форма – биотический элемент экосистемы, занимающий определенное экологическое пространство и выполняющий определенные функции, обеспечивающие ее функционирование.

Экологическое пространство в экологии рассматривается как многомерное пространство экологических факторов. Пространственная структура экосистемы традиционно описывается множеством экологических групп. Одна и та же жизненная форма, являясь системой адаптаций организменного уровня, входит во множество экологических групп, в этом и состоит ее пространственная сущность. Именно множество экологических групп очерчивает экологическое гиперпространство жизненной формы.

Например, такая жизненная форма, как система адаптаций имаго семиточечной коровки, с пространственной точки зрения, может быть охарактеризована как мезофильный неспециализированный афидофаг формы

«универсал» класса «полушарообразных» типа «Coccinellinae» (рис. 34). Та же самая жизненная форма, с пространственной точки зрения, может быть охарактеризована и любым другим множеством экологических групп, в которые она входит. Все эти множества экологических групп не вступят между собой в противоречия ввиду многомерности экологического пространства, с одной стороны, и пространственно временной определенности жизненной формы – с другой. Знания сопряженности различных координат экологического пространства или, другими словами, знания взаимосвязей различных экологических факторов дают возможность прогнозировать свойства экологического пространства жизненной формы. Так, если коровка относится к экологическим группам афидофагов и дендробионтов, то с высокой долей вероятности она будет входить в экологическую группу мезофиллов.

Таким образом, накопленные наукой к настоящему моменту сведения об экологических группах различных организмов могут быть использованы для создания общей системы пространственных свойств жизненных форм.

Пространственная специфика жизненной формы связана, прежде всего, со структурным аспектом экосистемы. Однако, «...конечная цель исследования на любом уровне биологической организации – объяснение взаимосвязи между структурой и функцией» (Одум, 1975, с. 19).

Пространственные свойства жизненной формы без ее функционального содержания недостаточны для понимания ее места и значения в функционировании экосистемы. Экологическая группа всего – лишь одна из пространственных характеристик жизненной формы.

Заключение ко второй главе

Изучение морфологии надорганизменных систем открывает возможность определения пространственной специфики жизненной формы.

Экологическое пространство – многомерное пространство экологических факторов или экологическая ниша, в хатчинском понимании. Экологическое пространство жизненной формы – это ее экологическая ниша. Однако, если

экологическая ниша, как многомерное пространство экологических факторов, принципиально не определено, то жизненная форма как элемент и популяции и сообщества реализована на субстратной основе организма, в связи с этим, обладает пространственно-временной конкретикой.

Изучение гидротермической валентности имаго и личинок кокцинеллид, а также характера их распределения в природных и лабораторных градиентах температуры и влажности выявило несовпадение гидротермических экологических ниш у имаго и личинок различных возрастов как одного, так и разных видов. Имаго, личинка и яйцо кокцинеллид несопоставимы по целому ряду экологически значимых параметров и, по сути, существуют в разных экологических пространствах. В онтогенезе меняется экологическое пространство функционирования организма, т.е. меняется вся система взаимодействия организма с внешней средой и, соответственно, его жизненная форма. Это находит свое выражение в сезонных, суточных и широтно-зональных миграциях организмов вдоль градиентов экологических факторов. В этом проявляется динамическая симметрия жизненной формы, которая реализуется как система адаптаций организменного уровня. Важно то, что свойства жизненной формы относительно системы взаимодействия, которая, в свою очередь, детерминирована наличием средовых констант, и, в первую очередь, фактором гравитационной постоянной.

Широкая практика выделения экологических групп насекомых связана с тем, что экологическая группа есть не что иное, как одна из пространственных характеристик жизненной формы. В связи с этим, жизненная форма, с точки зрения экологического пространства, может быть охарактеризована набором экологических групп, в которые она входит. И наоборот, экологическое пространство может быть охарактеризовано набором жизненных форм. Поэтому, когда исследователю необходимо дать экологическую характеристику какой-либо экосистемы, он приводит спектр жизненных форм или экологических групп. Описание таксономической структуры сообщества имеет смысл в связи с тем, что любой таксон, как множество, представлен

определенным спектром жизненных форм. В связи с этим, таксономическая структура – это первое приближение к описанию пространственной и функциональной структуры сообщества. Второй шаг на этом пути предполагает выявление спектра жизненных форм, в котором реализуется тот или иной таксон. Третий шаг – построение классификации жизненных форм.

Существующие к настоящему моменту представления о жизненных формах насекомых приводят к тому, что сегодня возможны два варианта экологических классификаций. Первый вариант – классификация экологических групп насекомых, второй вариант – экоморфологическая классификация. При этом, экоморфологическая классификация является не чем иным, как морфоадаптивной интерпретацией системы экологических групп. Разработанная нами система жизненных форм кокцинеллид демонстрирует связь эколоморфологических, физиологических и поведенческих адаптаций насекомого в адаптивной системе организма, тем самым размывает различие между эформаническим и морфо-экологическим направлениями в выделении и классифицировании жизненных форм насекомых.

Глава 3. Функциональный подход к построению системы жизненных форм

Определение принадлежности насекомого к той или иной экологической группе, выделяемой на основе функции, не есть еще реализация функционального подхода. Недостаточно определить положение насекомого в трофической цепи и на этой основе отнести его к той или иной трофической группе для определения функциональной специфики его жизненной формы. Несмотря на то, что при определении принадлежности того или иного вида коровки к экологической группе афидофагов или мицетофагов мы даем определенную характеристику его функциональным (трофическим) связям, тем не менее эта характеристика ограничена принятой априори классификацией экологических групп в рамках редуccionно-морфологической парадигмы и пространственного подхода.

Функциональный подход к построению системы жизненных форм насекомых должен быть реализован в рамках экосистемной парадигмы. Функциональная специфика конкретной жизненной формы определяется не ее местом в системе экологических групп, а функционированием экосистемы, элементом которой она (жизненная форма) является. В соответствии с этим, роль одного и того же вида кокцинеллид в разных биогеоценозах может существенно различаться, при этом его принадлежность к трофической экологической группе не меняется.

Функциональная специфика жизненной формы до сих пор не определена. Вероятная причина этого – в представлении жизненной формы как классификационной единицы экологических классификаций. Несмотря на многократные указания (Чернов, 1971; Левушки, 1976; Любарский, 1996) на то, что в сообществе взаимодействуют именно жизненные формы, а не виды и популяции, в качестве элемента экологической системы (или биогеоценоза) жизненная форма практически не рассматривалась. Для определения функциональной сущности жизненной формы необходимо рассмотреть ее в качестве элемента экологической системы. Для этого необходимо сопоставить жизненную форму с другими экосистемными элементами, которые используются в современных исследованиях структурно-функциональной организации экосистем.

3.1. Жизненная форма как элемент экологической системы

Согласно общей теории систем, любой системный элемент сам является системой и, следовательно, должен обладать общими системными свойствами, важнейшими из которых являются следующие:

1. элемент системы обладает собственной структурой и собственными внутрисистемными связями, **качественно** и количественно отличающимися от внутрисистемных связей системы более высокого порядка;
2. элемент неделим, в том смысле, что его **внутренняя структура не имеет значения** для функционирования системы более высокого уровня;

3. элемент в силу неделимости взаимодействует с другими элементами системы как целое;

4. внутренние процессы, протекающие в системе, являются внешними по отношению к ее элементам;

Наиболее подробно вопрос о экосистемном элементе рассматривается в биогеоценологии.

На ограниченность популяционного редукционизма в фитоценологии и биоценологии указывалось неоднократно (Работнов, 1982, 1983; Зубков, 1996). Сегодня можно считать широко распространенными представления о том, что ни популяция, ни вид, тем более вид таксономический, элементами биотического сообщества не являются. «Неким примером здесь может служить современная экология сообществ, которая вполне успешно пытается освободиться от исторического груза представлений о таксономическом виде, как своего рода квинтэссенции классического биологического знания» (Левушкин, 1976, Павлинов, 2009, с. 259). Наш взгляд на соотношение понятий «популяция» и «сообщество» изложен в разделе 2.8.1.

Обычно, в качестве функциональных единиц биогеоценоза рассматриваются консорции, ценочейки, ценокула, экоид, экон. В качестве элемента биогеоценоза предлагается использование биогеоконсорции (Зубков, 1996, 2000, 2005, 2007). К последним «новшествам» в вопросе функциональных единиц надорганизменных систем можно отнести представления об аутоценозе и демоценозе (Савинов, 2008, 2009, 2011).

Подходы к выделению биогеоценотических элементов довольно обстоятельно были рассмотрены в работе А.Ф. Зубкова «Биогеоценотические объект-элементы и подходы к их изучению» (Зубков, 1996). Результатом работы является обоснование ее автором в качестве основного уровня экосистемных исследований геоценоконсорционного уровня, а предметом изучения «...является элементарное биогеоценотическое образование, состоящее из непосредственно взаимодействующих ценочеек растений и гетеротрофов с компонентами неживой среды (названное автором

"геоценоконсорцией")» (с. 89). «Совокупность косных компонентов и непосредственно взаимодействующих между собой ценовачеек автотрофов, консументов и редуцентов, соответствующая понятию об элементарной биогеоценотической системе, названа мной «геоценоконсорцией», поскольку эти представления являются развитием понятия о консорции как элементарной единице биогеоценоза». «Геоценоконсорции – реальные относительно целостные объекты биогеоценоза, с довольно четкими функциональными связями между компонентами, существующие большее время, чем составляющие их особи. Они обладают некоторой замкнутостью биоценологических процессов, что позволяет осуществляться в них минимальному биогеохимическому круговороту вещества.» (с. 94).

Из приведенных цитат следует, что геоценоконсорция не является элементом биогеоценоза. Согласно общей теории систем, между элементом системы и самой системой существует качественное отличие. Геоценоконсорция А.Ф. Зубкова может рассматриваться как системная функциональная единица (СФЕ). Согласно понятийному аппарату, принятому в системологии, «... группа из минимального количества элементов, которая еще может выполнять заданное действие, является простой системной функциональной единицей (простая СФЕ, но не составная, см. далее) – минимальной простейшей системой, которая имеет какой-либо признак (способность совершать действие), которого нет у любого ее элемента в отдельности.» (Гейдас, 2005, с. 48). Указание на то, что в геоценоконсорции осуществляется минимальный биогеохимический круговорот веществ (а это основной атрибут биогеоценоза), делает невозможным рассмотрение геоценоконсорции в качестве элемента биогеоценоза, так как не выполняется условие качественного отличия элемента от системы более высокого уровня.

Консорция (равно как и все варианты этого понятия (Жерихин, 1994)) не отвечает требованию экосистемного элемента, в том числе и элемента биогеоценоза, в связи с тем, что она не взаимодействует со своим окружением как целостная система (рис. 35). Консорции взаимодействуют между собой не

как относительно замкнутые системы – непосредственно, а опосредованно через взаимодействие консорбентов.

А. Ф. Зубков указывает на то, что консорция «...не обладает биогеоценотической полнотой связей, включая взаимодействие между каждым из консортонов с себеподобными из соседних консорций, т.е. при работе с разрозненными консорциями не учитывается внутривидовая конкуренция. Это касается в первую очередь основателя консорции – растения-эдификатора. Консорция, как и экойд Негри, не может служить базой для образования элементарной единицы экосистемной структуры.» (Зубков, 1994).

«Кроме того, консорция не может быть признана элементарной биогеоценотической единицей, так как в ней по определению отсутствует абиотика. Попытки на ее основе придумать экосистемные объект-элементы, например, ценекуля (Быков, 1988), консортон (Ивашов, 1991), ценекула (Стебаев и др., 1993), нельзя считать удачными, поскольку они не обладают полнотой биоценотических связей...» (Зубков, 1994).

На наш взгляд, основной довод против консорции, как экосистемного элемента, – это невыполнение условия неделимости элемента. Экосистемный элемент неделим, в том смысле, что для познания структуры и функции экосистемы внутренняя структура ее элементов не имеет значения и, соответственно, не рассматривается при ее описании. Но если мы обратимся к практике изучения биогеоценозов, то увидим широко практикующийся консорционный анализ. Консорционный анализ предполагает не только выявление консорционных связей, но и таксономическую структуру консорций, а также экоморфологическую структуру консорций (Ондар, 2001; Стебунова, 2010; Каргапольцева, Васильева, 2011). На основе консортивных связей фактически выделяются те же самые экологические группы, которые выделяются при описании структуры сообществ и вне связи с консорционной теорией. Фактически, **консорция – это система экологических групп, привязанная к особи- (или виду-) эдификатору.** Если при эколого-фаунистических исследованиях множество экологических групп выделяется

довольно произвольно, исходя из преследуемых целей исследователя, то при консортном подходе множество экологических групп задано выбором эдификатора и классификацией консорционных связей по В.Н. Беклемишеву (1951). Упорядоченность экологических групп консорции создает иллюзию системы, т.к. этот порядок не следствие действия системообразующего фактора, а следствие применения стандартного подхода исследования.

Особенно наглядно равнозначность консорции с другими экологическими группами показана В.В. Жерихиным (1994) при рассмотрении структуры сообщества на основе понятия экологическая ниша.

«Ниши, объединяемые определенными типами связей, образуют крупные функциональные подсистемы (блоки) сообщества. В качестве таких блоков выступают синузии (совокупность автотрофов, сходным образом использующих один и тот же ресурс; [13]), гильдии (аналогичная совокупность гетеротрофов; [17]), консорции (вся совокупность ниш, связанных прямыми связями с одной и той же нишей – ядром консорции, [6]), синузиальные консорции (совокупность консорции членов одной синузии), гильдийные консорции (то же для членов одной гильдии), трофические сети (совокупность ниш, связанных прямыми трофическими связями), трофические уровни (совокупности ниш, занимающих аналогичное положение в разных трофических сетях), регуляторные блоки (совокупности ниш, связанных асимметричными по знаку связями и способных за счет этих связей регулировать друг друга)» (Жерихин, 1994, с. 211)

Несистемное, но теоретико-множественное представление консорции В.В. Жерихиным наглядно отражено на рисунке 35, из которого видно, что консорция, как целое, не взаимодействует ни с одним элементом биоценоза.

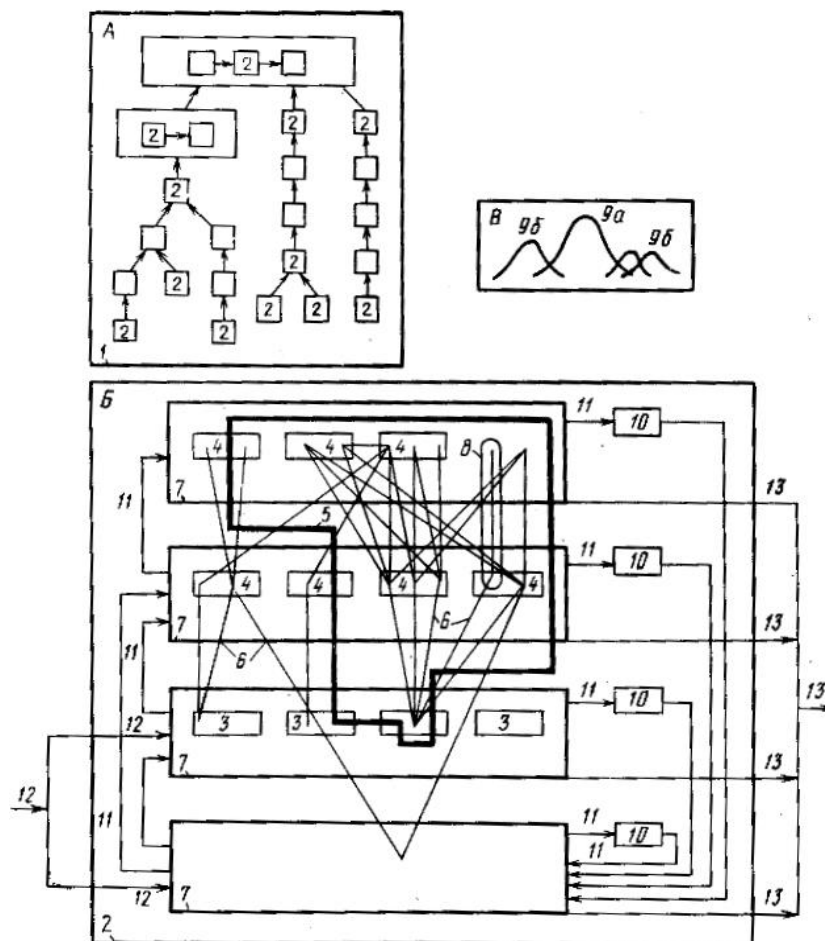


Рисунок 35 – Упрощенная схема структуры функциональной биоценологической модели (А – структура сукцессионной системы (сукцессионные стадии связаны вертикальными и наклонными стрелками, демутационные сообщества одной стадии – горизонтальными); Б – структура сообщества; В – структура функционального блока на примере гильдии): 1 – сукцессионная система; 2 – сообщества; 3 – синузии; 4 – гильдии; 5 – консорции; 6 – трофические сети; 7 – трофические уровни; 8 – регуляторные блоки; 9 – реализованные ниши (а – ядерные, б – сателлитные); 10 – накопление мортмассы; 11 – перенос вещества и энергии внутри системы; 12 – приток вещества и энергии извне; 13 – отток вещества и энергии (по Жерихину, 1994)

В последнее время А.Б. Савиновым активно развивается симбиотический подход к рассмотрению структуры и развитию биологических систем (Савинов, 2005, 2006, 2008, 2011). Суть подхода достаточно ясна из следующей цитаты: «...в противовес сложившимся взглядам, земную жизнь, особенно среди многоклеточных форм, реально представляют не «стерильные» (т.е. лишенные паразитов, мутуалистов и комменсалов) «особи», а *аутоценозы* (симбиотические системы «хозяин-симбионты»), не «популяции», а *демоценозы* – системы аутоценозов, не «виды», а *специоценозы* – системы демоценозов (Савинов, 2005, 2006, 2008, 2011).

В биосфере выполняется *принцип obligatности симбиоза* (Савинов, 2005, 2006, 2007 б), согласно которому *жизнедеятельность и эволюция всех многоклеточных и многих одноклеточных живых существ происходит только на основе взаимовыгодной интеграции с другими живыми существами (преимущественно прокариотической организации)*. Совокупность всех симбионтов у хозяина можно назвать **симбиомом**.» (Савинов, 2011, с.76).

А.Б. Савинов считает, что «Любой биоценоз *есть сложная система (сеть) симбиозов*, которые являются компонентами биоценоза, но, как показано (Проворов, Долгих, 2006), принципиально отличаются от него по ряду признаков.» (Савинов, 2011, с.79-80). В соответствии с этим, в биоценозе взаимодействуют не особи, популяции или виды, а аутоценозы, демоценозы и специоценозы.

Однако, следует заметить, что микроорганизмы рубца травоядного не вступают в отношения хищник-жертва отдельно от травоядного, а таракан не перестает быть таковым в зависимости от зараженности грегаринами. Организм может быть бактериальным, одноклеточным, многоклеточным, унитарным или модулярным, или симбионтным как лишайник. Организм чрезвычайно изменчив и границы его могут быть сложноопределимы (Беклимишев, 1991), но он всегда выступает как дискретная единица жизни. Организм – система, следовательно, элементарен по отношению к надорганизменным системам. Поэтому его внутренняя структура безразлична для биогеоценоза, и, следовательно, понятие «аутоценоз» в интерпретации А.Б. Савинова, подчеркивающее симбиотическую природу организма, излишне для биогеоценологии.

Но самый главный недостаток вышеуказанных подходов в определении элемента биогеоценоза состоит в том, что элементы выделяются как правило только на основании того, что они взаимодействуют в биогеоценозе, трофически, топически, форически и т.д. Однако, известно, что «...взаимодействие, взятое в его общем виде, не может сформировать системы из «множества компонентов». Следовательно, и все формулировки понятия

системы, основанные только на «взаимодействии» и на «упорядочении» компонентов, оказываются сами по себе несостоятельными.» (Анохин, 1973, с. 32). Система относительна. Систему, равно как и ее элементный состав, определяет цель. «Цель – это *системоопределяющий* фактор. Есть цель – есть система, нет цели – нет системы. Любая система всегда предназначена для чего-либо одного и конкретного, существует для какой-либо цели.» (Гайдес, 2005, с.28)

Непременным условием функционирования биогеоценоза является вещественно энергетический поток. Поэтому элементы должны быть подвижными относительно пространства экологических факторов. Ни один из указанных выше «элементов» биогеоценоза не обладает этим свойством.

Таким образом, к настоящему моменту в биогеоценологии экосистемные элементы не определены, соответственно, не определена и функциональная специфика элемента сообщества. Принадлежность организмов или видов к той или иной экологической группе, или системе экологических групп, указывает на их место в пространстве экологических факторов, но не на функциональную роль в системе.

3.2 Целепологание биогеоценоза

Согласно общей теории систем без определения системообразующего фактора система не может быть определена (Анохин, 1973; Урманцев, 2006; и др.). Систообразующим фактором является результат или цель функционирования системы. Цель системы задается извне, т.е. системой более высокого порядка. В соответствии с этим функциональная специфика жизненной формы, как элемента биогеоценоза, может быть определена только после выяснения необходимого результата ее функционирования для функционирования системы более высокого уровня – биогеоценоза.

Целепологание основных биологических систем от организма до биосферы рассмотрено в работе Ч.М. Нигматуллина (2005). Автор полагает, что «Основная цель любого организма – достижение репродуктивного возраста и

участие в воспроизводстве популяции. Конечная цель каждой популяции – воспроизводство. В качестве конечной цели биоценотических систем и в целом живой части биосферы сформулирован принцип В.И. Вернадского – Дж. Лавлока: улучшение условий для живых организмов, то есть, негэнтропийное преобразование окружающей среды в сторону повышения общего качества условий для жизни. Общим для целевых установок этих основных биологических систем от организма до биосферы является принцип самосохранения.» (Нигматуллин, 2005, с.142).

Основой такого взгляда на целеполагание основных биологических систем является априори взятая их иерархия: организм-популяция-биогеоценоз-биосфера. Ч.М. Нигматуллин (2005) настолько уверен в раз и на всегда, установленной иерархии систем, что считает репродуктивные устремления организма единственно возможными и общепринятыми. Согласно подобным представлениям существование особей муравьев – фуражиров или солдат, никогда не достигающих в своем развитии «репродуктивного возраста», бессмысленно. То же самое можно сказать и об организмах других общественных животных, непосредственно не участвующих в воспроизводстве своей популяции. На наш взгляд, ошибочно утверждение, что организм является только частью популяции. Организм, как дискретная целостная единица живого, входит в качестве элемента во множество различных систем, например, таких как семья, симбиотическая или паразитарная система и т.д. Наконец, организм может непосредственно являться элементом биогеоценоза. При этом в каждой из систем результат жизнедеятельности организма и, следовательно, его цели будут различными.

По представлениям Ч.М. Нигматуллина (2001, 2005) основным результатом а, следовательно, и целью деятельности биоценотических систем является улучшение условий для живых организмов, то есть, негэнтропийное преобразование окружающей среды в сторону повышения общего качества условий для жизни. «Живые организмы не только приспосабливаются к наличной среде, но и меняют и регулируют ее физические и химические

свойства. Поэтому эволюция организмов и эволюция среды идут параллельно. Они оптимизируют для себя условия среды, что сохраняет непрерывность биосферы во времени (Вернадский, 1926, 1994, 2001; Lovelock, 1979, 1995; 2000; Margulis, 1999).» (Нигматуллин, 2005, с. 147).

Вне всякого сомнения, то, что в процессе эволюции биосферы меняется среда, однако представление о том, что негэнтропийное изменение среды является основным результатом функционирования биогеоценоза, на наш взгляд, ошибочным. В биогеоценозе, как целостной системе, организм и среда его обитания – единое целое. Организма вне среды не существует. Поэтому утверждение, что цель биогеоценоза – это изменение среды, – то же самое, что и утверждение, что цель правого глаза изменение левого глаза. Более того, негэнтропийные процессы, протекающие в живой системе (в организме), осуществляются за счет роста энтропии окружающей среды. Кстати, в этом и есть единство и противоположность живого и окружающей среды. В заключении работы Ч.М. Нигматулин приходит к выводу «... что цель – атрибут самого феномена жизни: по выражению И.В. Гете (1806: цит. по: 1957), поддержанному А.И. Герценом (1855: цит. по: 1986), “цель жизни – сама жизнь!” Это принцип универсален. Он реализуется в качестве основополагающего принципа на разных уровнях организации жизни – от организма, популяции и сообществ живых организмов и вплоть до биосферы» (Нигматулин, 2005, с. 148).

На наш взгляд, основная причина таких представлений о целеполагании основных биологических систем – результат недооценки того, что цель задается из вне, т.е. системой более высокого порядка – во-первых, и во-вторых, представлениями о том, что биосфера – система высшего порядка. Если бы это было не так, тогда рассмотрение вопроса о целеполагании основных биологических систем нужно было бы рассматривать не с организма через популяционно-видовой, биоценотический и далее к биосферному уровню систем, а в обратном порядке. При этом целеполагание биосферы определялось

бы надбиосферными системами, а наличие популяционно-видового уровня в цепочке целеполагания систем было бы под вопросом.

В связи с этим, нам представляется более продуктивным в выяснении целеполагания систем различного уровня представление о том, что живое на всех уровнях своей системной организации подчиняется фундаментальным законам природы, а каждый уровень организации системы – вариант единого процесса. Наиболее последовательно данный подход развивается в термодинамике неравновесных систем в теории образования диссипативных структур И. Пригожина. В биологии на основе этих представлений развивается теория направленности эволюции (Зотин, 1999).

Биологические системы всех уровней являются неравновесными термодинамическими системами, и, как следствие, их иерархия определяется самим фактом их существования. Элементы системы – следствие ее функционирования. В термодинамике функционирование системы определяется как диссипация энергии. Термодинамический подход фактически рассматривает различие систем только с количественной точки зрения как различие функции диссипации. Именно в этом термодинамическое отличие равновесных и неравновесных систем, открытых и закрытых и т.п. систем. Термодинамический подход к биологическим системам весьма распространен, но находится в известном отрыве от структурно морфологического подхода изучения и описания систем. Как правило, в рамках термодинамического подхода рассматривается блочная модель экосистемы, учитывающая энергетические связи и отношения между блоками продуцентов, редуцентов и консументов различного положения в трофической сети. Структурно морфологический подход рассматривает экосистему как совокупность взаимодействующих популяций разных видов или как систему экологических групп представителей различных таксонов. При этом, сообщество, как правило, рассматривается вне связи со средой обитания, по крайней мере, показатели биоразнообразия, использующиеся как количественная характеристика

сложности биологической системы, никак не учитывают степени сложности абиотической среды.

Термодинамический подход базируется на понятии энергия. Базовое понятие морфологии – форма. До тех пор, пока не будет установлено отношение между этими понятиями, структурно морфологические отличия различных биологических (неравновесных термодинамических) систем не получают объективации. В связи с этим, **основная задача экологической теории, на наш взгляд, – объяснение морфологического разнообразия термодинамических систем.**

В соответствии с этим, цель любой биологической системы определяется, с одной стороны, реализацией принципа наискорейшего спуска (Зотин, 1999), с другой – возможностями сопряженных процессов при данных условиях притока энергии и уровне морфологического разнообразия ее элементов.

Если принять что биогеоценоз является неравновесной системой (диссипативной структурой), то для определения его цели необходимо совместное с ним рассмотрение, как минимум, еще двух систем, это системы более высокого порядка (А), чем биогеоценоз (В) и системы более низкого порядка (С). Это определяется механизмом возникновения диссипативных структур по И. Пригожину. Если в качестве системы (А) более высокого порядка, чем биогеоценоз (В), традиционно рассматривается биосфера, то выяснение того, что является системой более низкого порядка (С) – предмет нашего исследования.

Согласно классическому объяснению возникновения диссипативной структуры (В) по И. Пригожину, последняя возникает в системе (А) в точке бифуркации. Такого состояния система (А) достигает, когда приложенный внешний градиент среды, определяющий внешнюю диссипацию, приводит к превышению суммарной диссипации энергии системами (С) относительно внешней диссипации энергии системой (А). Такое состояние термодинамически не устойчиво. В таком состоянии формируется система (В) и, соответственно, новый процесс, осуществляемый системами (С). При этом

системы (С), вовлеченные в новый процесс, получают новые свойства и тем самым становятся элементами системы (В). Основным результатом всего этого механизма – повышение внешней диссипации энергии системой (А) соответственно внешнему градиенту среды, за счет того, что функциональным элементом становится система (В). Новый процесс осуществляется за счет изменения действия, какого-либо фактора внешней среды, который существовал и ранее, до появления системы (В), но в силу сохранения симметрии в системе (А) имел другое значение. Фактически появление системы (В) выступило по отношению к системе (С) как новая среда, которое соответственно проявило новое действие фактора, в этом и состоит основная функция системы (В) т.е. ее цель (назначение). Следуя логике возникновения диссипативной структуры, в случае биогеоценоза, в нем должен осуществляться процесс, отличный от того, что протекает в биосфере, и от процессов, протекающих в искомом элементе биогеоценоза.

Необходимо определить каковы характерные черты этого процесса, и какова природа фактора, под действием которого, он протекает. Обращаясь за ответом к работам создателей теории образования диссипативных структур и термодинамики неравновесных систем можно сказать что, характерной чертой процесса является цикличность и связанное с ней когерентное пространственное перемещение элементов, а фактором, являющимся в данном случае системообразующим, – гравитационное взаимодействие. «Неравновесность усиливает действие гравитации.» (Пригожин, Стенгерс, 1986, с. 221).

В соответствии с этим, биогеоценоз может рассматриваться как диссипативная система, в недрах которой осуществляется циклический процесс посредством направленного пространственного перемещения его элементов под действием фактора гравитации. Если циклический процесс и связанные с ним пространственные перемещения организмов в биогеоценозе обсуждались неоднократно (Алимов, 2000), то действию гравитационного фактора, как системообразующего фактора биогеоценоза, должного внимания в научной

литературе не уделялось (Пекин, 2002; Пекин, Чичков, 2008).

Представление биogeоценоза как диссипативной структуры определяет системно значимое свойство его элементов, а именно, элемент биogeоценоза должен активно перемещаться в градиентах среды. Перемещение в градиентах среды есть не что иное, как направленное движение. При этом направленное движение должно осуществляться под действием фактора гравитации. Отсюда ясно, что такие надорганизменные системы, как популяция или консорция не могут обладать необходимыми свойствами элемента биogeоценоза. Ими может обладать только организм, как элементарная дискретная единица живого. Однако необходимо уточнить, что организм может одновременно являться элементом различных систем, проявляя в каждой из них разные свойства. Соответственно, элементом биogeоценоза является не организм как таковой, а его определенные свойства, а именно динамические свойства, в частности, способность к направленному движению в градиентах среды под действием фактора гравитации, как системообразующего. При этом в биogeоценозе осуществляется циклический процесс как следствие когерентного движения организмов. Разумеется, когерентное движение организмов следует понимать не только как одновременное движение их в одном направлении (хотя и такое в природе не редкость). Когерентность достигается их согласованными действиями, приводящими к круговороту вещества. Механизмы этого действия многообразны: от случайного независимого движения, приводящего к нормальным распределениям вещества, до сложного поведенческого акта, приводящего к точным переносам трофического или генетического материала.

Цель биogeоценоза – это увеличение диссипации энергии за счет усиления действия фактора гравитации в неравновесной системе и формирования циклического процесса на его основе.

В указанных выше рассуждениях мы исходим из представления о том, что система определяется целью. Однако в определении цели представляется некое осмысленное действие. В соответствии с этим, определение цели

биогеоценоза вызывает определенный дискомфорт. Для снятия возникающего дискомфорта от применения понятия цель к надорганизменным системам можно применить и другое определение системы, которое ничуть не противоречит вышесказанному, но сформулировано в более общих (применимых для всех типов и уровней систем) терминах. В частности, такое определение дает А.Н. Бобков: «Системой, ..., является только то образование, в котором имеется *единый управляющий центр* (и соответственно зависящая от него *периферия*)» (Бобков, 2005, с. 63). В принципе, управление подразумевает цель. Именно поэтому данное определение системы не противоречит представлениям о цели как системообразующем начале. Но еще более интересное, для нашего исследования, определение А.Н. Бобков дает для того, что из себя представляет управление. «*Управление – это любое воздействие одного объекта на другой, вызывающее любые изменения в этом последнем*». (Бобков, 2005, с.70).

Определение системы А.Н. Бобкова, несмотря на ошибки, по нашему мнению, – определенный прогресс в сравнении с определениями системы А.Ю. Урманцева, по сути, признающими системой любое множество, имеющее закон композиции. Кстати, именно представление о системе как множестве является одной из причин смещения понятий жизненная форма и экологическая группа. Определение системы, данное А.Н. Бобковым, не точно в той части, что управляющий центр – это часть системы. Управляющий центр не может являться частью системы, в противном случае мы получаем управление системы самой собой, в связи с чем рассказ Барона Мюнхаузена о том, как он вытащил себя за волосы вместе с конем из болота не должен вызывать у нас удивления. Несмотря на то, что нервная система выполняет в организме функцию управления, управляющая информация, а, следовательно, и управляющий центр все равно являются внешними по отношению к той же нервной системе. Нервная система не более, чем канал управления, канал ввода в организм управляющей информации. Сам управляющий центр лежит вне организма. Та же генетическая информация, реализующаяся в

функционирующем организме, возникла до формирования организма; она результат длительного естественного отбора в ряду поколений. Т.е. для определения системы обязательно внешнее организующее, управляющее или системообразующее начало. Любая система относительна внешней среды, поэтому как простая упорядоченность, так и закон композиции, и управляющий центр имеют внешнюю по отношению к системе природу.

В соответствии с этим, гравитационный фактор является управляющим (системообразующим), так как служит основным источником кинетической энергии, приводящим к потокам вещества в биогеоценозе. Усиление фактора гравитации в неравновесной системе биогеоценоза находит свое отражение и в динамических свойствах организмов и свойствах среды, его составляющих. В соответствии с этим, **биотическим элементом биогеоценоза может быть только динамическая форма организма, поскольку геометрическая форма не имеет управляющего начала в силу инвариантности относительно размеров, пространственного положения и пространственной ориентации.**

3.3. Динамическая форма и концепция динамической морфометрии

Форма – фундаментальное свойство материи. Любые процессы и явления, в конечном счете, находят свое выражение в форме. Несмотря на гигантское разнообразие проявлений свойств формы, сама форма, как пространственная категория, может рассматриваться с двух точек зрения: форма как система и форма как элемент.

В первом случае форма рассматривается вне системы внешнего взаимодействия. При этом форма сама является системой морфологических объектов. В качестве таковых выступают различные поверхностные структуры, пространственная конфигурация которых и составляет сущность формы. Во втором – форма рассматривается как пространственно ориентированное свойство материи, которое проявляется только в определенной системе взаимодействия. С этой точки зрения, форма опосредует взаимодействие тел и сама проявляется через это взаимодействие. При этом, пространственная

конфигурация поверхностных структур не является важным: важны, прежде всего, свойства формы как элемента. Если первая точка зрения на форму широко распространена и лежит в основе геометрического подхода к описанию формы в рамках морфологического редукционизма, то вторая, на наш взгляд, – до конца не осознана и в практике научных исследований живого пока не находит должного применения.

3.3.1. Суть геометрического подхода к описанию формы организмов и пределы применимости данного подхода

Наиболее полно геометрический подход к описанию формы реализован в геометрической морфометрии. Сегодня благодаря работам И.Я. Павлинова с соавторами в отечественной литературе достаточно подробно рассмотрены концепции, понятия и методы геометрической морфометрии, что существенно упрощает нашу задачу – определить пределы применимости данного подхода в экосистематике, для чего кратко рассмотрим основные его положения.

В геометрической морфометрии под формой понимается «... некое математическое представление конфигурации (геометрии) реального морфологического объекта, инвариантное относительно его размеров, ориентации и положения в физическом пространстве (Sliceetal., 1996)» (Павлинов, Микешина, 2002, с. 475). В рамках геометрического подхода форма рассматривается изолированно, вне системы взаимодействия, что исключает ее рассмотрение как элемента системы более высокого порядка. Вследствие этого, форма не обладает никакими свойствами кроме геометрических свойств. В соответствии с этим, однородный шар и шар со смещенным от середины центром тяжести в рамках геометрического подхода неразличимы, несмотря на резко отличные их динамические свойства.

Морфологический объект описывается совокупностью декартовых координат меток, которые наносятся исследователем на поверхность в соответствии с определенными правилами. Основное требование – соответствие меток сравниваемых объектов. В связи с этим, в зависимости от

задач исследования применяются метки трех основных типов. Метки 1-го типа имеют морфологическую привязку и могут считаться гомологичными в случае доказательства гомологии помеченных морфологических структур. Метки 2-го типа кроме морфологической привязки имеют геометрическую привязку, например, какой-либо изгиб контура. Метки 3-го типа не имеют морфологической привязки, а наносятся на объект в соответствии с его геометрическими особенностями (передний и задний конец, противоположные точки в наиболее узком или широком месте тела и т.д.). Несмотря на достаточно хорошо разработанные правила нанесения меток на поверхность морфологического объекта, данная операция субъективна. Кроме этого, форма морфологического объекта, в данном случае, рассматривается только в объеме выделенных исследователем структур. Какие-либо изменения формы вне выделенных исследователем структур в геометрическом подходе не рассматриваются. Таким образом, рассматривается не сама форма объекта как таковая, как система, а только лишь пространственная конфигурация выделенных исследователем структур. Это накладывает серьезные ограничения на сравнение организмов с различным планом строения, на изучение онтогенетической динамики форм, особенно у насекомых с полным превращением. В рамках геометрического подхода также невозможно проследить онтогенетические преобразования формы у морфологических объектов с жесткими покровами. Как будет показано ниже, такие объекты в процессе онтогенеза меняют пространственную ориентацию, не меняя при этом своей геометрии.

В геометрической морфометрии в качестве эталона для сравнения форм применяется пространственная конфигурация меток, которая может отвечать какому-либо реальному объекту сравниваемого морфологического ряда или вычисленной усредненной конфигурации. Субъективизм выбора эталона — следствие субъективизма подбора морфологического ряда объектов и нанесения меток на сравниваемые формы. Отсутствие единого эталона формы

делает невозможным широкое сравнение форм и, как следствие, невозможным построение общей системы жизненных форм на единой количественной основе.

В рамках геометрического подхода форма рассматривается как система пространственной конфигурации морфологических структур. В соответствии с этим, форма представляется вне системы внешних взаимодействий, где она должна проявлять свойства элемента. В этом заключается принципиальное несоответствие сущности геометрического подхода к описанию форм и сущности жизненной формы. Существенная особенность жизненной формы в том, что она является элементом биогеоценоза и, в силу данного обстоятельства, не может рассматриваться вне системы биотических и абиотических взаимодействий. На наш взгляд, существующая широкая практика описания и выделения жизненных форм с позиций геометрического подхода бесплодна в силу несоответствия методологического подхода сущности описываемого явления. Жизненная форма, как элемент биогеоценоза, должна рассматриваться и описываться как единое целое, должны рассматриваться ее эмерджентные свойства.

Таким образом, геометрический подход в целом, и геометрическая морфометрия как «... технический инструмент» для аналитического решения геометрических задач, сформулированных Д Арси Томпсоном.» (Павлинов, Микешина, 2002, с. 486) в частности, неприложимы к описанию жизненных форм организмов. Существующая практика описания формы организма системой морфометрических индексов или системой координат, выделенных исследователем морфологических структур дают лишь отдаленные представления о геометрии организма, не раскрывая адаптивного значения пространственной конфигурации морфоструктур.

3.4. Динамический подход к морфометрии и круг проблем, им решаемых

Основа динамической морфометрии – рассмотрение формы организма как элемента экосистемы.

При рассмотрении формы организма как элемента системы более высокого порядка, например, популяции или биоценоза, форма элементарна и, в соответствии с этим, имеет собственные эмерджентные свойства. В соответствии с этим, форма должна иметь определенную пространственную ориентацию или положение в пространстве относительно других элементов системы, определенные размеры и другие параметры, отражающие ее свойства как элемента системы, что невозможно в рамках геометрического подхода.

Необходимо иное представление формы организма, отражающее биогеоэкологические связи организма как целого. В этом случае форма организма, по сути, должна являться пространственным выражением системы его взаимодействия с внешней средой.

В динамической морфометрии мы предлагаем под формой понимать пространственно ориентированное свойство материи (Пекин; 2003; Пекин, Чичков, 2006, 2008). Однако мы не имеем права изменять фундаментальное понятие «ФОРМА», ибо оно глубоко ассимилировано всеми областями научной и практической деятельностью человека именно как геометрическая система морфологических объектов. Поэтому мы говорим о **динамической форме как интегральном пространственно ориентированном свойстве этой геометрической системы (геометрической формы)**. Динамическая форма, как свойство, реализуется только в конкретной системе взаимодействия и одновременно является результатом этого взаимодействия.

В качестве примера, иллюстрирующего сущность понятия «динамическая форма» и соотношение его с понятием «геометрическая форма», рассмотрим два шара, у одного из которых центр тяжести смещен от геометрического центра. С геометрической точки зрения оба шара относятся к одной форме «Шар». Однако если эти два тела, имеющих геометрическую форму шара, привести в какую-либо систему взаимодействия (например, катнуть по поверхности стола), то их динамические свойства окажутся различными, так как они относятся к разным динамическим формам. В то же время, мы не можем рассматривать шар со смещенным центром тяжести с точки зрения

геометрического подхода, вовлекая в описание формы центр тяжести как морфологический объект, ибо он таковым не является. Центр тяжести проявляется только в системе взаимодействия, вне системы взаимодействия тело обладает только геометрическим центром.

Расхожее выражение: «форма организма адаптивна» применимо только к динамической форме. Геометрическая форма организма не может быть адаптивной по определению, так как она инвариантна относительно его размеров, ориентации и положения в физическом пространстве. В соответствии с этим, организм (черепаха) перевернутый на спину не меняет своей геометрии, однако при этом меняется вся система взаимосвязей с окружающей средой и, следовательно, его приспособленность.

С позиции системного подхода, жизненная форма может быть определена, как целостная система взаимообусловленных адаптаций организма, опосредованная его динамической формой и являющаяся элементом биогеоценоза.

Принятие динамической концепции и определение жизненной формы на основе понятия «динамическая форма» позволяет решить целый ряд проблем, неизбежно возникающих при описании структурно-функциональной организации сообществ беспозвоночных животных, а именно:

- снять таксономические ограничения при описании и выделении жизненных форм;
- выявить функциональные единицы сообщества вне зависимости от специфики их морфологической реализации;
- проводить количественное описание и сравнение жизненных форм в единой метрической системе форм.

Однако прежде чем показать пути решения указанных проблем в рамках динамической морфометрии необходимо определить общие свойства динамических форм организмов.

3.5 Динамическая форма, динамическая симметрия и асимметрия

Для описания сущности динамической формы вновь обратимся к механическим моделям, т.к. механика является достаточно разработанным разделом физики, и в частности к шару со смещенным центром тяжести.

Шар, впрочем, как и любое тело в условиях земли, обладает геометрическим центром и центром тяжести. Соответственно на него всегда действует две системы сил. Одна – связана с взаимодействием тела с окружающими телами или средой и определяется формой его поверхности, другая – связана с гравитационным взаимодействием и определяется распределением масс. В соответствии с этим, тело обладает геометрической и динамической формами. Т.е. свойства динамической формы, как и любого элемента, относительно системы взаимодействия. **Самое важное состоит в том, что и динамической форме, и геометрической форме соответствуют свои симметрии, которые могут и не совпадать.**

Однородный шар – пример симметричного тела. Такой шар является не только геометрически симметричным с бесконечным количеством осей симметрии, но и динамически симметричным. Любое положение такого шара в пространстве является одинаковым с точки зрения действующих на него внешних сил. Катнув шар по столу, мы будем наблюдать катящийся по инерции шар, свободно вращающийся относительно своего геометрического центра и центра тяжести, которые в данном случае совпадают.

Однако шар со смещенным центром тяжести имеет совершенно другие свойства. Оставаясь геометрически центрально симметричным телом, динамическая симметрия такого шара будет изменена. Внешне это выражается в отсутствии свободного качения по поверхности стола. Шар со смещенным центром не способен в условиях опыта свободно вращаться вокруг геометрического центра (Гц). В механике это легко объяснимо (и без привлечения понятия форма) несовпадением действия внешних сил, а именно сил реакции опоры и силы тяжести. Однако нам представляется важным объяснение этого с более общих позиций, а именно с позиции симметрии. В

нашем примере **симметрия динамической формы шара со смещенным центром соответствуют симметрии конуса**, тогда как геометрическая симметрия шара остается неизменной. Именно несовпадение симметрии геометрической и динамической форм тела определяет его пространственную «активность».

Особо важно то, что динамическая форма шара со смещенным центром тяжести, хоть и обладает симметрией конуса, тем не менее, отличается по свойствам от свойств конуса. Связано это с тем, что свойства такого шара определяется не симметрией шара или конуса, а их несовпадением или динамической асимметрией. **Динамическая асимметрия тела – это несовпадение его симметричных свойств в разных системах взаимодействия. Степень несовпадения может быть определена как степень динамической асимметрии.**

3.5. Динамическая асимметрия, движение и динамическое сопротивление

Важным следствием динамической асимметрии тела является его пространственная активность или его движение при инвариантном преобразовании (симметричном преобразовании) относительно одной из систем симметрии. Т.е. процесс движения – следствие законов сохранения, атрибутом которых является симметрия.

Шар может вращаться (например, в подшипнике) относительно геометрического центра (Гц) в одной из плоскостей смещения центра тяжести (Цт). В этом случае Цт совершает круговое движение относительно Гц. Если внешние негравитационные силы, действующие на такой шар, отсутствуют (например, движение в вакууме), и шар движется под действием гравитационных сил, то его вращение происходит относительно Цт. В условиях, когда действие негравитационных сил и сил гравитации сопоставимы по величине (например, при движении шара в воздушном потоке), его вращение происходит относительно динамического центра (Дц), лежащего на отрезке между Гц и Цт. Смещение Дц вращения от Гц и Цт тела вызвано

относительным сопротивлением, появляющимся в результате действия каждой системы сил друг на друга или **динамическим сопротивлением (R_d)**. В условиях земли, когда действие гравитации можно считать постоянным, смещение Дц может быть вызвано только сопротивлением среды. Таким образом, Дц – точка приложения равнодействующих сил, которая может смещаться только в пределах, задаваемых динамической асимметрией, и за счет изменения динамической асимметрии или динамического сопротивления.

Как указывалось выше (раздел 3.2.), основной задачей современной экологической теории, на наш взгляд, должно быть объяснение морфологического разнообразия термодинамических систем. На сегодняшний день, вероятно, эта задача решается в связи с развитием, с одной стороны, термодинамики неравновесных систем, с другой – значительным прогрессом в области понимания сути явлений симметрии, ее неспецифичности и выявлением кроме геометрической симметрии множества симметрий. Начиная с работ П. Кюри, симметрия становится универсальным инструментом изучения и описания не только структурных, но и других физических свойств систем, в том числе и термодинамических. В соответствии с этим, **симметричный подход к описанию динамических форм организмов может явиться тем недостающим звеном, которое свяжет термодинамический и структурный подходы к изучению биогеоценозов.**

Если основой функционирования биогеоценоза является вещественно-энергетический поток определенного качества и количества, то механизм его возникновения и поддержания, описанный в терминах симметрии, на наш взгляд, позволит понять суть его морфологического выражения.

3.6. Визуализация динамической формы

Динамическая форма – пространственно ориентированное свойство геометрической формы.

Для изучения динамической формы весьма полезно ее визуализировать. Хорошо известным способом визуализации динамической формы является

визуализация, например, магнитного поля при помощи железных опилок. Свойства магнитного поля пространственно ориентированы, в соответствии с этим, процесс магнитного взаимодействия, приводящий к пространственной ориентации железных опилок, позволяет судить о динамической форме магнитного поля по геометрии возникающего рисунка – пространственного расположения железных опилок, магнитно взаимодействующих. Железные опилки располагаются вдоль эквипотенциальных поверхностей магнитного поля. Таким образом, **динамическая форма может быть визуализирована как геометрическое отражение взаимодействия.**

Для отражения необходима зеркальная поверхность. Зеркальная поверхность, по сути, является поверхностью, где образ и его отражение совпадают. По аналогии, для геометрического отражения взаимодействия нам необходима поверхность, на которой геометрическая и динамическая формы совпадают. Такой поверхностью является поверхность однородного шара. Однако, стоит заметить, что визуализация динамической формы путем отражения в сферическом зеркале отличается от конформных симметрий, описанных Н.А. Заренковым (2007). Принципиально то, что не любое отражение в сферической проекции может рассматриваться как визуализация динамической формы. Для конформных преобразований, по сути геометрических, система взаимодействия и пространственная ориентация не важны. В соответствии с этим конформным преобразованиям могут быть подвергнуты отдельные части геометрической формы, или центр сферического зеркала может иметь любое положение. Напротив, для динамической формы принципиальна пространственная конфигурация относительно системы взаимодействия. Поэтому при визуализации динамической формы, рассматриваемой в системе гравитационного взаимодействия, центр сферического зеркала должен быть совмещен с центром тяжести тела, а само тело определенным образом должно быть ориентировано относительно вектора силы тяжести.

Представить механизм визуализации динамической формы путем отражения в сферической поверхности однородного шара можно следующим образом: представим себе, что мы измеряем усилие, прикладываемое к телу при его качении по ровной горизонтальной поверхности. На рисунках 36-48 показаны диаграммы этого процесса для однородных тел различной формы. В рассматриваемой системе взаимодействия ровная горизонтальная поверхность является эквипотенциальной поверхностью. Диаграмма качения шара в описываемых условиях представляет собой прямую, т.к. у однородного шара геометрический центр и центр тяжести совпадают. При качении шара положение его центра тяжести над поверхностью опоры не изменяется, соответственно, не меняется потенциальная энергия и сопротивление качению, т.е. можно сказать, что прямая находится на эквипотенциальной поверхности динамической формы однородного шара.

Если принять радиус шара за единицу, то отражение на поверхности шара можно представить как $1/Rd$. Отраженная таким образом прямая (рис. 36) будет лежать на эквипотенциальной поверхности динамической формы однородного шара, которая будет представлять собой тоже шар (рис. 38).

Для однородного куба диаграммы качения показаны на рисунках 42-44. Для куба со смещенным центром тяжести диаграммы качения показаны на рисунках 45-46.

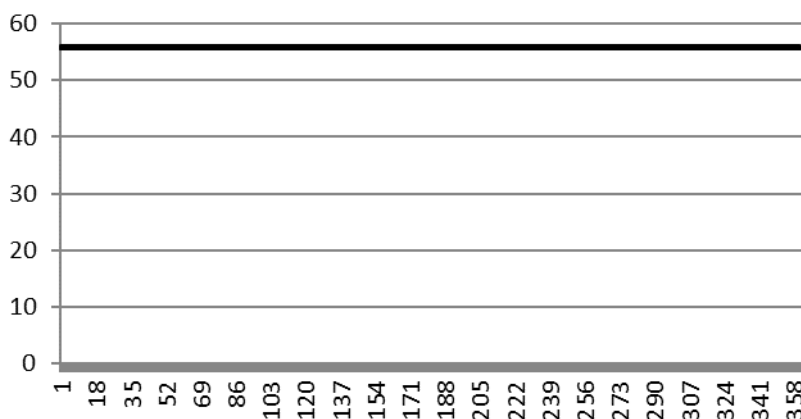


Рисунок 36 – Диаграмма качения однородного шара по ровной горизонтальной поверхности (по оси ординат – сопротивление качению (Rd) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

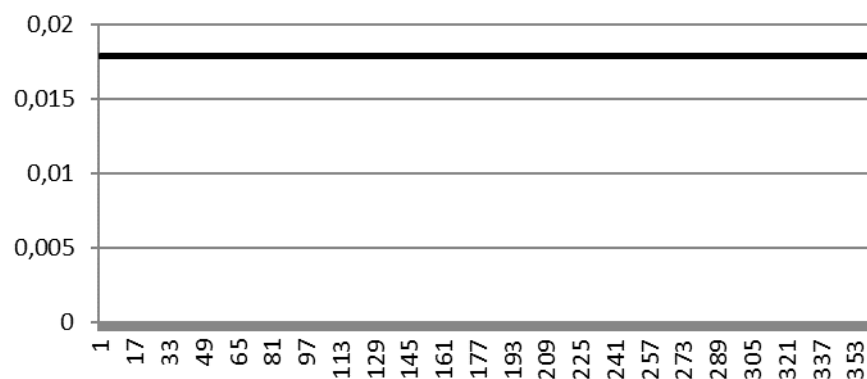


Рисунок 37 – Эквипотенциальная поверхность однородного шара в прямоугольной системе координат (по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

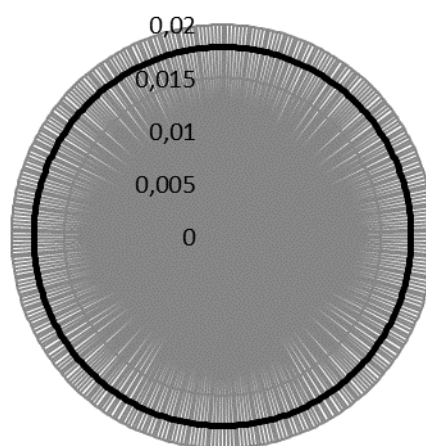


Рисунок 38 – Эквипотенциальная поверхность однородного шара в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести однородного шара

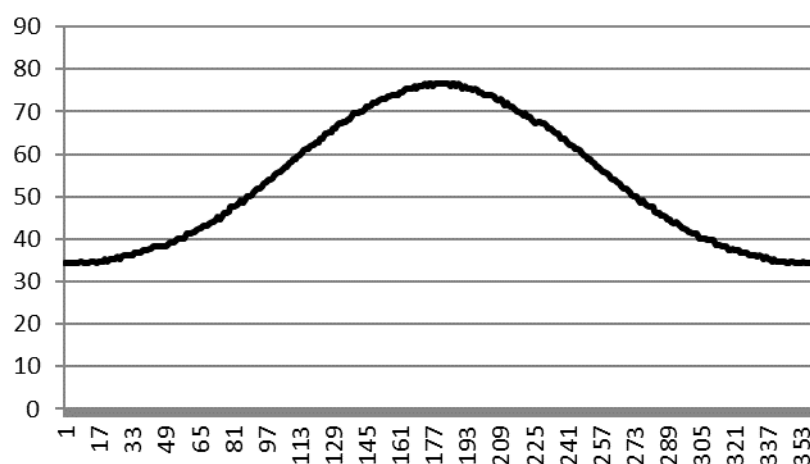


Рисунок 39 – Диаграмма качения шара со смещенным центром тяжести в плоскости качения (по оси ординат – сопротивление качению (Rd) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

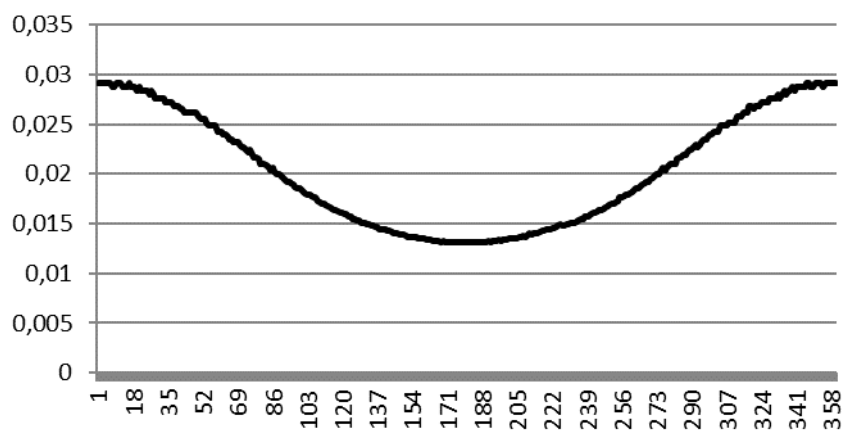


Рисунок 40 – Эквипотенциальная поверхность шара со смещенным центром тяжести в прямоугольной системе координат (по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

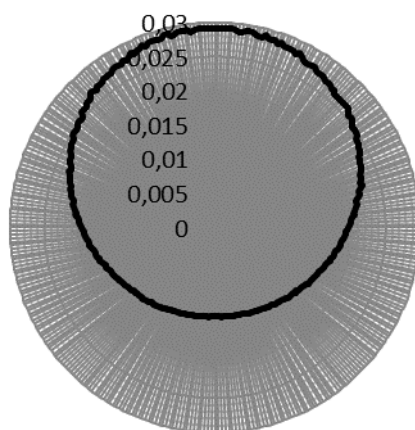


Рисунок 41 – Эквипотенциальная поверхность шара со смещенным центром тяжести в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести шара (центр тяжести смещен в плоскости качения), по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$)

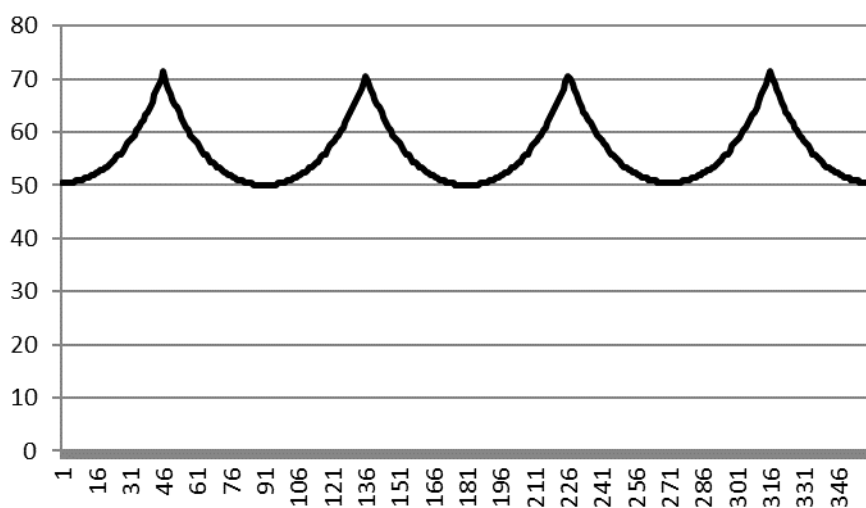


Рисунок 42 – Диаграмма качения однородного куба по ровной горизонтальной поверхности (по оси ординат – сопротивление качению (Rd) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

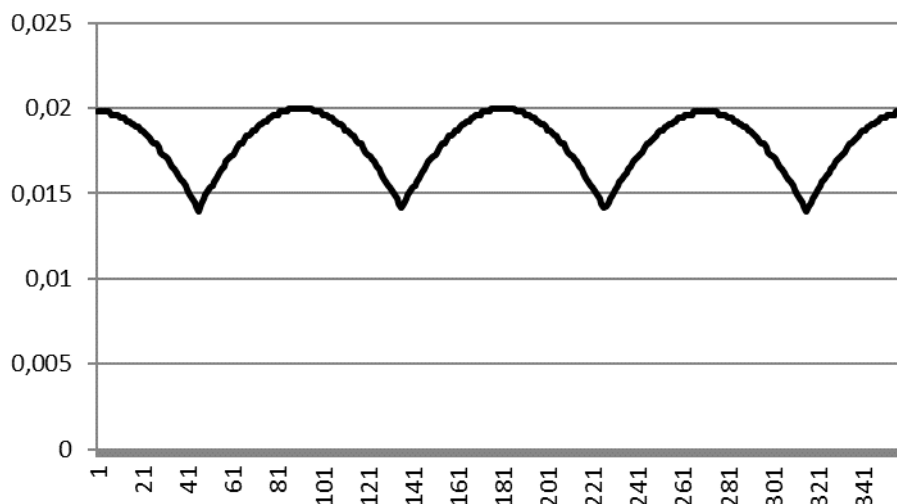


Рисунок 43 – Эквипотенциальная поверхность однородного куба в прямоугольной системе координат (по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

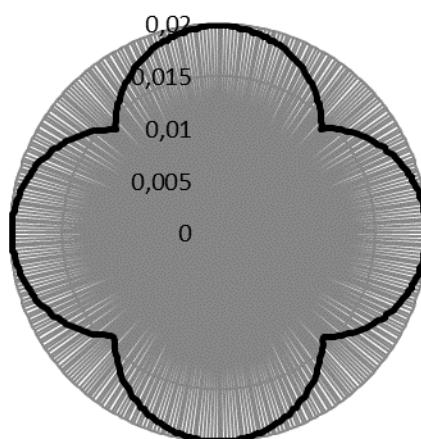


Рисунок 44– Эквипотенциальная поверхность однородного куба в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести тела (по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$))

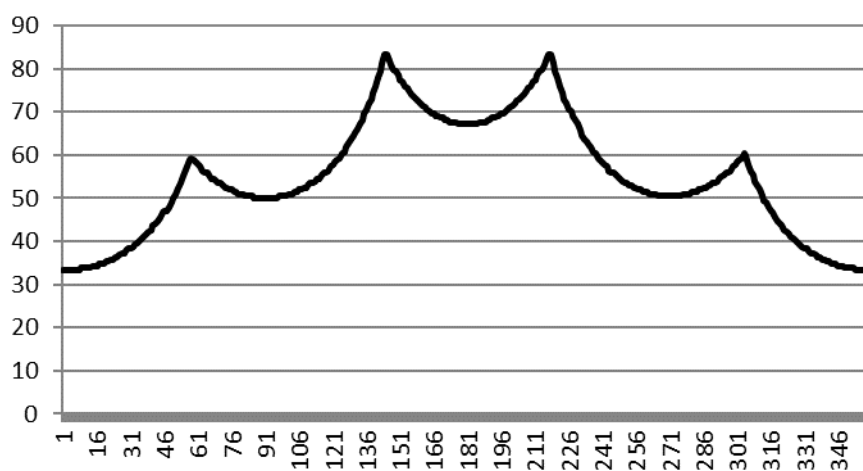


Рисунок 45 – Диаграмма качения куба со смещенным центром тяжести в плоскости качения, перпендикулярной ровной горизонтальной поверхности (по оси ординат – сопротивление качению (Rd) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

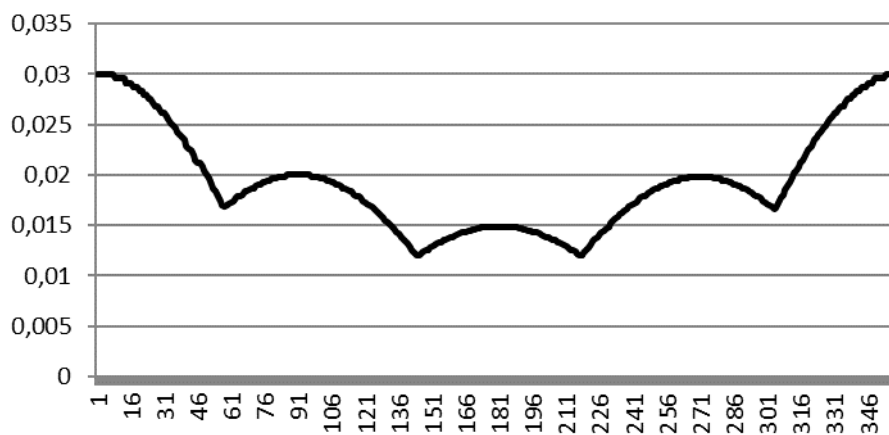


Рисунок 46 – Эквипотенциальная поверхность куба со смещенным центром тяжести в прямоугольной системе координат (по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$) в условных единицах, по оси абсцисс – поворот тела в градусах)

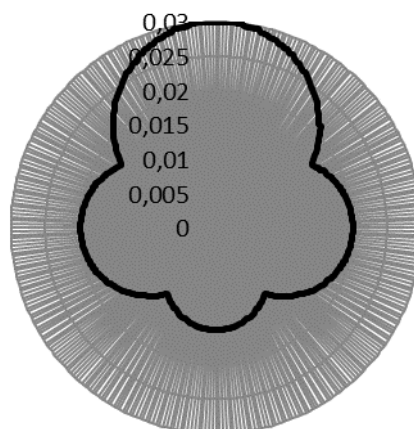


Рисунок 47 – Эквипотенциальная поверхность куба со смещенным центром тяжести в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести куба (по оси ординат – сопротивление качению ($1/Rd$))

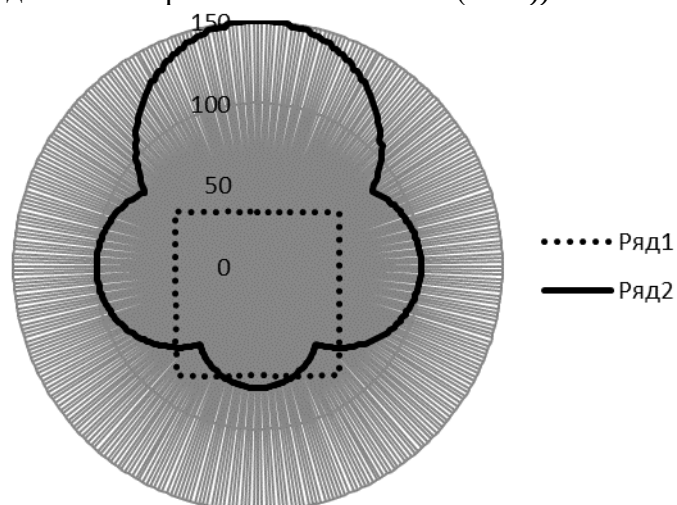


Рисунок 48 – Куб со смещенным центром тяжести (Ряд 1) и его эквипотенциальная поверхность (Ряд 2) в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести куба

Эквипотенциальная поверхность динамической формы, по сути, является поверхностью с одинаковым значением взаимодействия тела относительно одной из систем. В рассматриваемых примерах это система гравитационного взаимодействия, т.к. эквипотенциальная поверхность построена относительно центра тяжести тела. В случае однородного куба симметричные свойства геометрической и динамической форм совпадают. Однако, симметрия динамической формы куба со смещенным центром тяжести отличается от симметрии геометрической формы того же куба. Динамическая форма куба в данном примере имеет одну единственную ось симметрии четвертого порядка. У динамической формы куба со смещенным центром тяжести отсутствует горизонтальная плоскость симметрии, т.е. симметрия динамической формы полярна и соответствует симметрии гравитационного поля. Это соответствует принципам сохранения симметрии, сформулированным П. Кюри. Соответственно, в системе гравитационного взаимодействия куб со смещенным центром тяжести тела будет иметь различную потенциальную энергию в зависимости от ориентации в гравитационном поле. Именно эти отличия отражает эквипотенциальная поверхность.

Шар со смещенным центром тяжести обретает свойства «неваляшки». Минимум потенциальной энергии шар-неваляшка будет иметь при такой пространственной ориентации относительно систем взаимодействия, когда их симметрии (симметрии систем взаимодействия) совпадают. На горизонтальной поверхности такому состоянию будет соответствовать положение, когда точка реакции опоры, геометрический центр и центр тяжести шара находятся на одной оси. При этом, центр тяжести тела может быть выше или ниже геометрического центра, но, если он находится на оси симметрии, общей для геометрической формы шара и динамической формы, положение формы будет стабильным. Оно будет соответствовать устойчивому или неустойчивому равновесию системы, в зависимости от положения центров Гц и Цт. При этом геометрической форме соответствует центральная или многолучевая симметрия, динамической форме соответствует радиальная или осевая

симметрия. **Динамическое сопротивление (R_d)**, возникающее как результат взаимодействия двух систем симметрии, в данном случае, уравнивается силой реакции опоры.

При действии на шар со смещенным центром сторонней силы, несовпадающей с реакцией опоры, шар ориентируется в пространстве таким образом, что динамическая форма шара приобретает билатеральную симметрию, так как точка опоры, центр тяжести и геометрический центр в этом случае не будут лежать на одной оси, но будут лежать в одной плоскости. При этом сторонняя сила будет уравновешена **динамическим сопротивлением**, являющимся результатом несовпадения систем симметрии геометрической и динамической форм.

На наклонной плоскости шар со смещенным центром тяжести будет находиться в состоянии равновесия до тех пор, пока системы симметрии геометрической и динамической форм не совпадают. Скатыванию шара по поверхности в этом случае препятствует **динамическое сопротивление**, возникающее как результат несовпадения систем симметрии и взаимодействия этих систем между собой.

При увеличении наклона плоскости наступает условие, когда центр тяжести шара и точка реакции опоры оказываются на одной вертикальной прямой. Это условие равносильно исчезновению действия сторонней силы. В этом состоянии динамическое сопротивление стремится к нулю, шар начинает скатываться, т.к. системы симметрии в некий момент совпадают. Стоит отметить, что динамического сопротивления на наклонной плоскости возникать не будет, если геометрическая форма тела обладает билатеральной симметрией. В этом случае не возникает взаимодействия различных систем симметрии, т.к. геометрическая и динамическая формы тела соответствуют одной, а именно билатеральной симметрии. Скатыванию такого тела по наклонной плоскости будет препятствовать только сила трения. В соответствии с этим, **билатеральная симметрия есть морфологическая компенсация динамического сопротивления, возникающего как результат**

взаимодействия тела с бесконечным количеством осей симметрии с двумя системами взаимодействия (гравитационным и средовым взаимодействием), отличающимся по симметрии от симметрии конуса.

Данный пример в школьном курсе физики описывается в других терминах с использованием понятия силы. В нашей работе мы его приводим только для иллюстрации понятия динамической формы и динамического сопротивления, а также, понятия эквипотенциальной поверхности динамической формы.

3.7. Взаимодействие геометрических и динамических форм насекомого как фактор, определяющий мофофункциональную дифференциацию его тела и локомоторные возможности

Для иллюстрации связи геометрических и динамических форм насекомых приведем несколько примеров.

Пример 1. На рисунке 49 показан клоп-водомерка. Фотография сделана в момент, когда клоп находится неподвижно на поверхности тонкого слоя воды и опирается на все конечности. Не смачивая лапки, клоп, оказывая давление, вызывает искривление поверхности воды. При прохождении лучей света через искривленную поверхность тонкого слоя воды на дне образуется темное пятно. Площади темных пятен на дне и их взаимное расположение соответствуют распределению веса тела клопа-водомерки на лапки. На фото положению правой передней лапки А соответствует середина темного пятна на дне А1, средней правой лапки, обозначенной на фото как В, соответствует центр пятна В1. Соответственно, К1 – середина темного пятна, образующегося за счет искривления поверхности от давления задней правой лапки К. Точка С является центром проекции тела клопа-водомерки, а точка С1 является проекцией точки С на дно. Расстояния С1-А1, С1-В1 и С1-К1 соответствуют расстояниям от проекции геометрического центра тела клопа водомерки на поверхность воды (на схеме не указаны) до середины площадей опоры каждой правой лапки.

Проекция тела клопа с ее геометрическим центром C_1 , а также расположение центров опоры показаны на схеме в углу фотографии.

Эквипотенциальная поверхность динамической формы тела клопа водомерки с одновременным отображением точек опор (рис. 50) позволяет видеть, что опоры расположены вблизи эквипотенциальной поверхности. Т.е. в состоянии покоя клоп-водомерка распределяет вес своего тела на эквипотенциальную поверхность своей динамической формы, другими словами, равномерно. Это возможно, если геометрический центр тела клопа и центр тяжести тела совпадают.

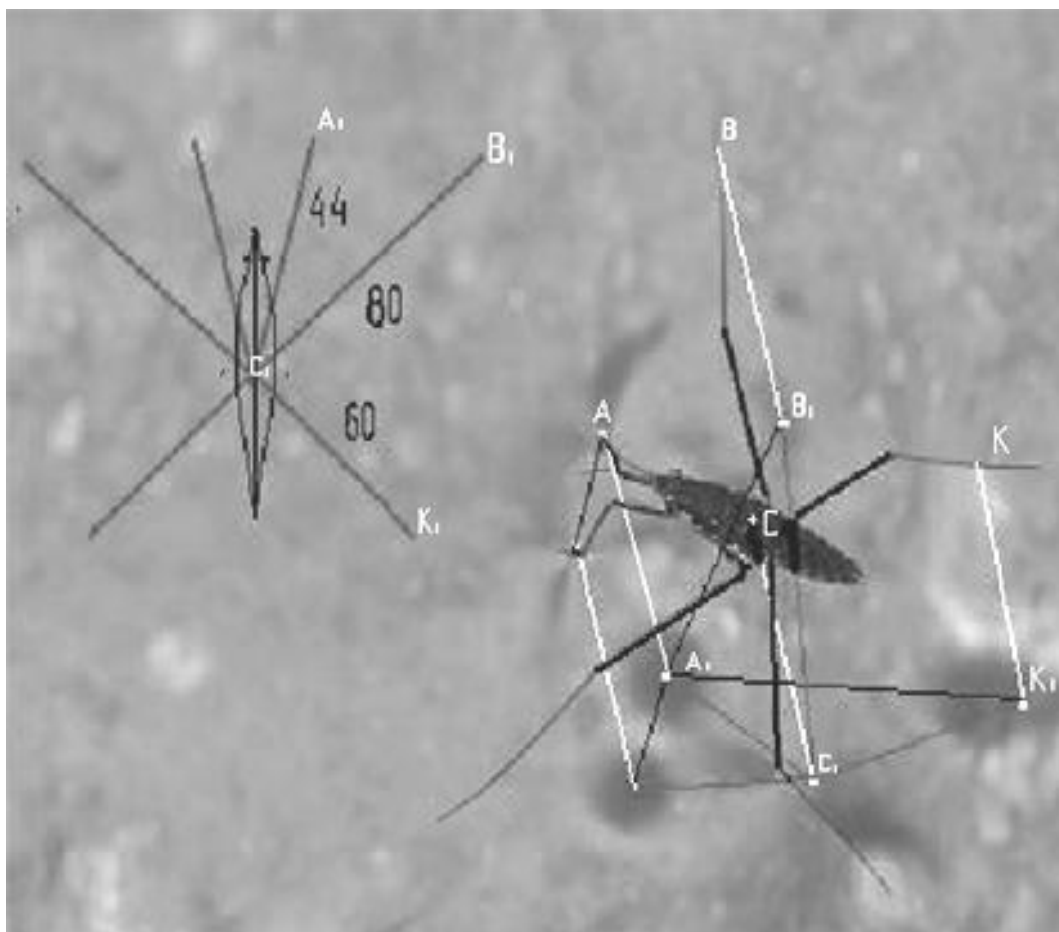


Рисунок 49 – Особенности постановки конечностей клопа-водомерки (объяснения в тексте)

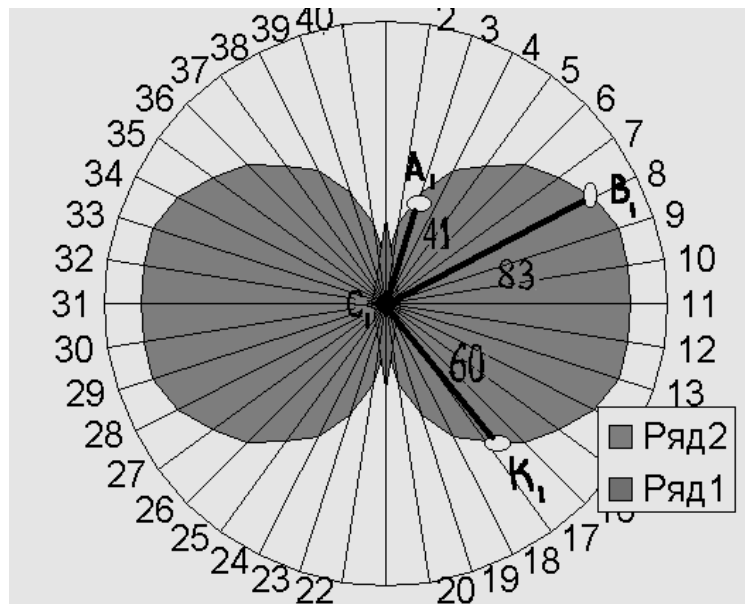


Рисунок 50 – Проекция тела клопа-водомерки в полярной системе координат (Ряд 1) и эквипотенциальная поверхность (Ряд 2). Темными линиями показаны отрезки, соединяющие геометрический центр проекции тела клопа (C_1) с точками опор (A_1 , B_1 и K_1)

Клоп-водомерка принципиально отличается по способу движения от других насекомых, осуществляющих движение с опорой на поверхность раздела двух сред. У герпетобионтных насекомых постановка конечностей также связана с эквипотенциальной поверхностью динамической формы их тела, но отличается от способа постановки конечностей клопа-водомерки.

Пример 2. На фото 1, 2, а также на рисунках 51 и 52 отражена связь между формой тела, формой эквипотенциальной поверхности и положением точек опор для клопа-солдатика.



Фото 1 – Клоп-солдатык



Фото 2 – Проекция клопа-солдатика, вывешенного на оси вращения в проекционном аппарате. Центр тяжести клопа лежит в точке пересечения продольной оси тела и волосяного отвеса (обозначен крестиком)

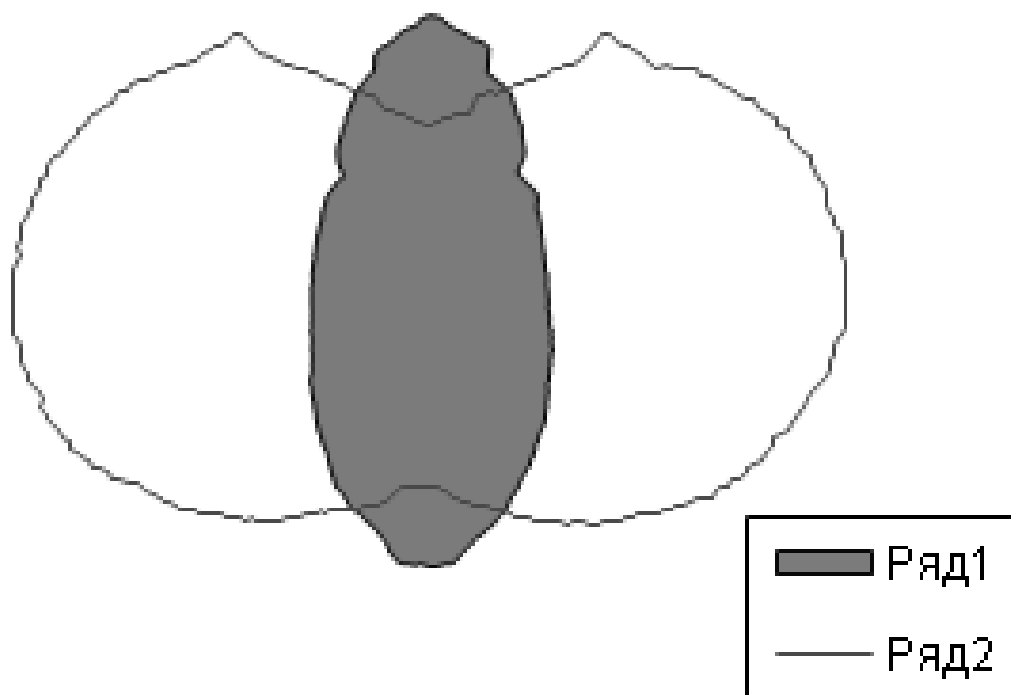


Рисунок 51 – Проекция тела клопа солдатика (Ряд 1) и эквипотенциальная поверхность (Ряд 2) его динамической формы в полярной системе координат, центр которой совмещен с проекцией центра тяжести тела

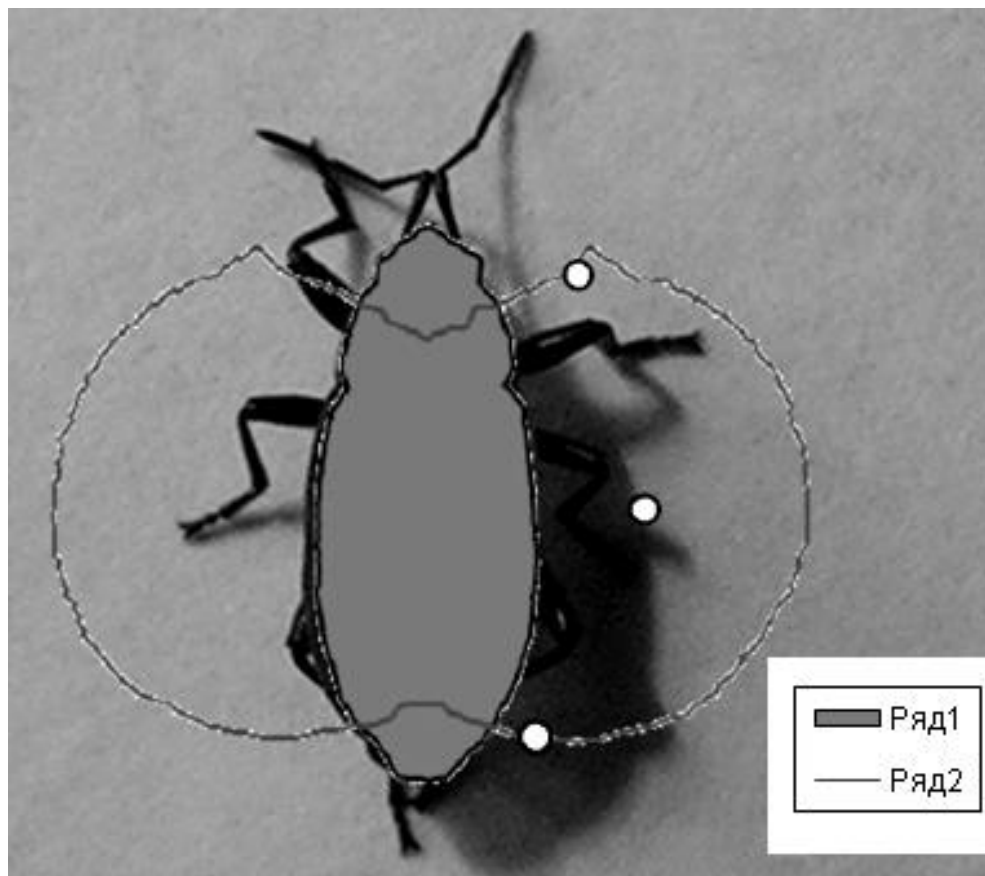


Рисунок 52 – Совмещение фотографии клопа солдата, проекции его тела (Ряд 1) и эквипотенциальной поверхности (Ряд 2). Светлыми кружками показаны места постановок конечностей при их среднем положении

Для герпетобионтов точка опоры средней конечности лежит около середины расстояния от центра тяжести тела до эквипотенциальной поверхности (рис. 52). Это было подтверждено нами многократно для различных насекомых, передвигающихся по твердому субстрату. Однако в случае, если насекомые имеют специальные приспособления защиты конечностей, как, например, у кокцинеллид, данное правило не работает. Форма тела жуков коровок такова, что расширенные эпиплевры надкрылий прикрывают лапки жука не только в случае плотного прижима тела к субстрату, но и при движении коровки. Данная особенность позволяет кокцинеллидам успешно противостоять атакам муравьев во время питания в колонии тли. Указанная особенность имеет большое значение в механизме движения. Точки опор передних и задних конечностей лежат около эквипотенциальной поверхности их динамических форм.

Для аэробиионтных насекомых, таких как бабочки, стрекозы или мухи характерно наличие резкого сужения между грудным и брюшным отделами тела. Этот перехват как показали измерения, находится в непосредственной близости к центру тяжести тела. Кроме этого, этот перехват имеет значение для общей балансировки тела хорошо летающих насекомых, так как разделяет отделы тела, значительно отличающиеся по плотности. Для достижения эффекта совпадения геометрического центра дорсовентральной проекции тела насекомого с центром тяжести его тела необходима дифференциация тела на три отдела, о чем подробно будет сказано ниже, и наличие перехвата вблизи центра тяжести.

Ограничения, накладываемые жестким экзоскелетом, значительно сокращают возможные варианты балансировки тела и, соответственно, варианты возможных эквипотенциальных поверхностей динамических форм насекомых (Пекин, Пекин, 2011).

Пример 3. На рисунках 53-61 показаны дорсовентральные проекции тела бабочки, стрекозы и мухи, а также их эквипотенциальные поверхности.

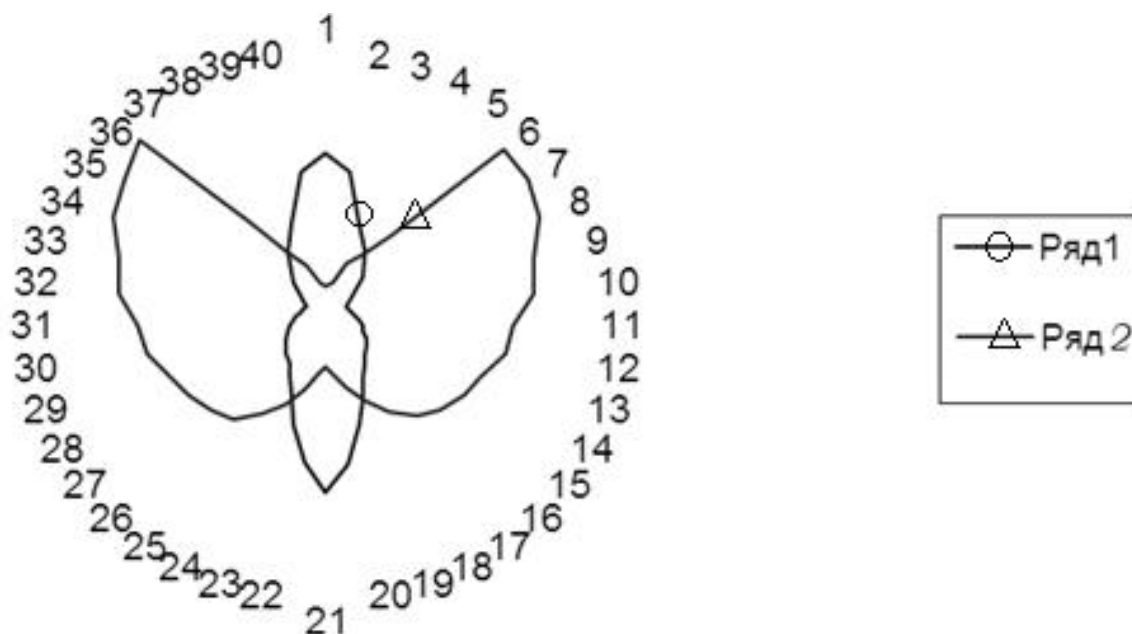


Рисунок 53 – Проекция тела бабочки (Ряд 1) и ее эквипотенциальная поверхность (Ряд 2); соотношение лучевых координат Ряда 1 (R_1) и Ряда 2 (R_2) описывается выражением: $R_1 = 1/R_2 * K$; где K – коэффициент пропорциональности

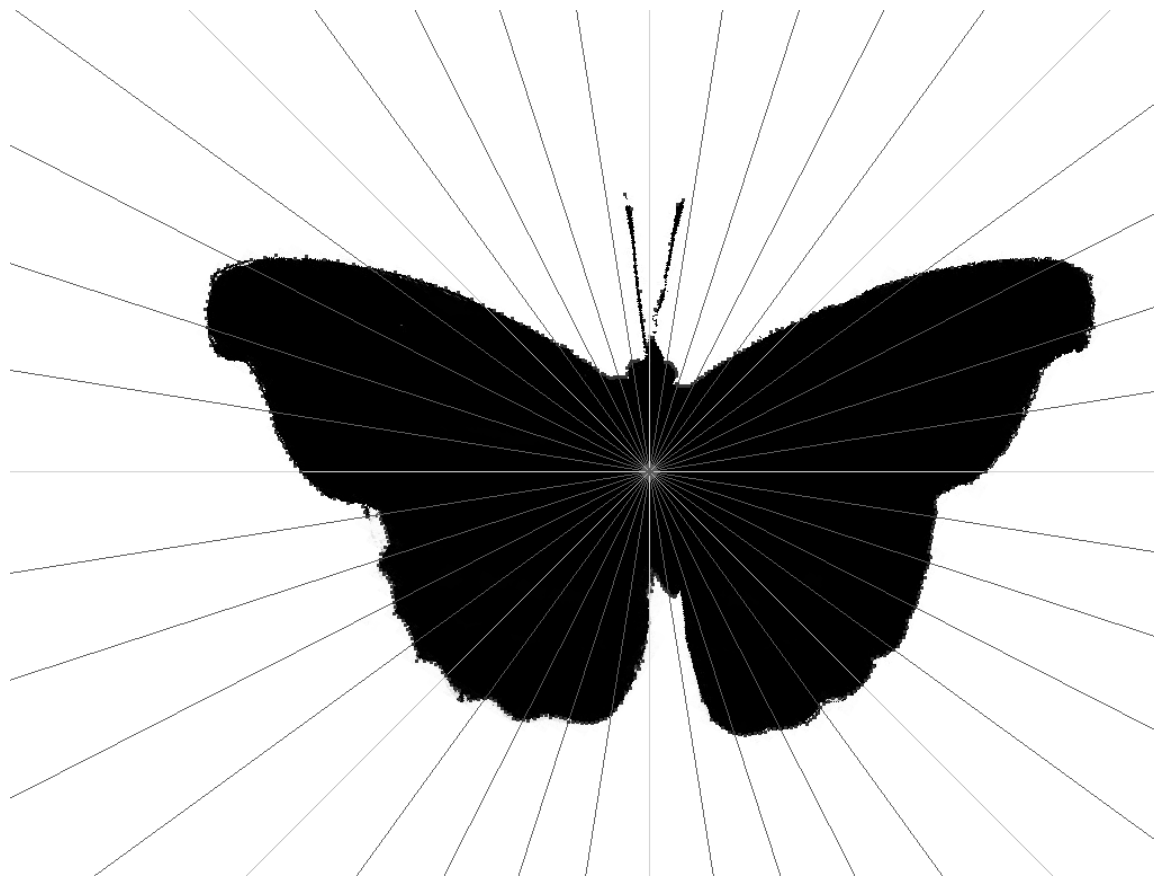


Рисунок 54 – Проекция бабочки в полярной системе координат, центр которой совмещен с геометрическим центром проекции

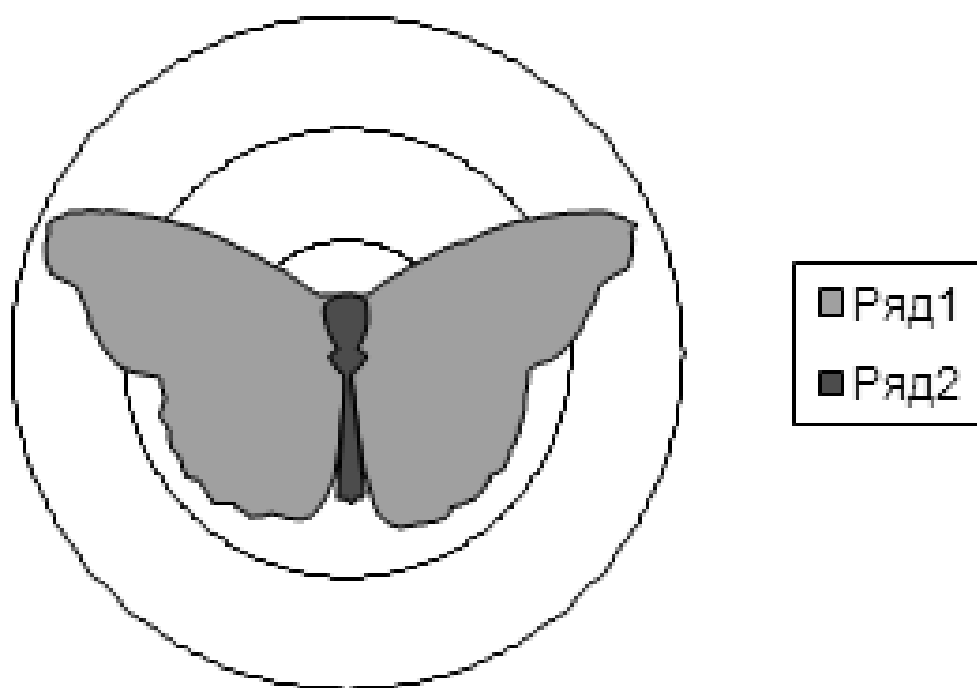


Рисунок 55 – Проекция крыльев бабочки в полярной системе координат (Ряд 1) и проекция тела (Ряд 2) полученная расчетным путем. Соотношение лучевых координат Ряда 1 (R_1) и Ряда 2 (R_2) описывается выражением: $R_2 = 1/R_1 \cdot 10000$



Фото 3 – Стрекоза, вывешенная на осях вращения (фотография наклонена вправо), волосяной отвес проходит вблизи точек причленения задней пары крыльев

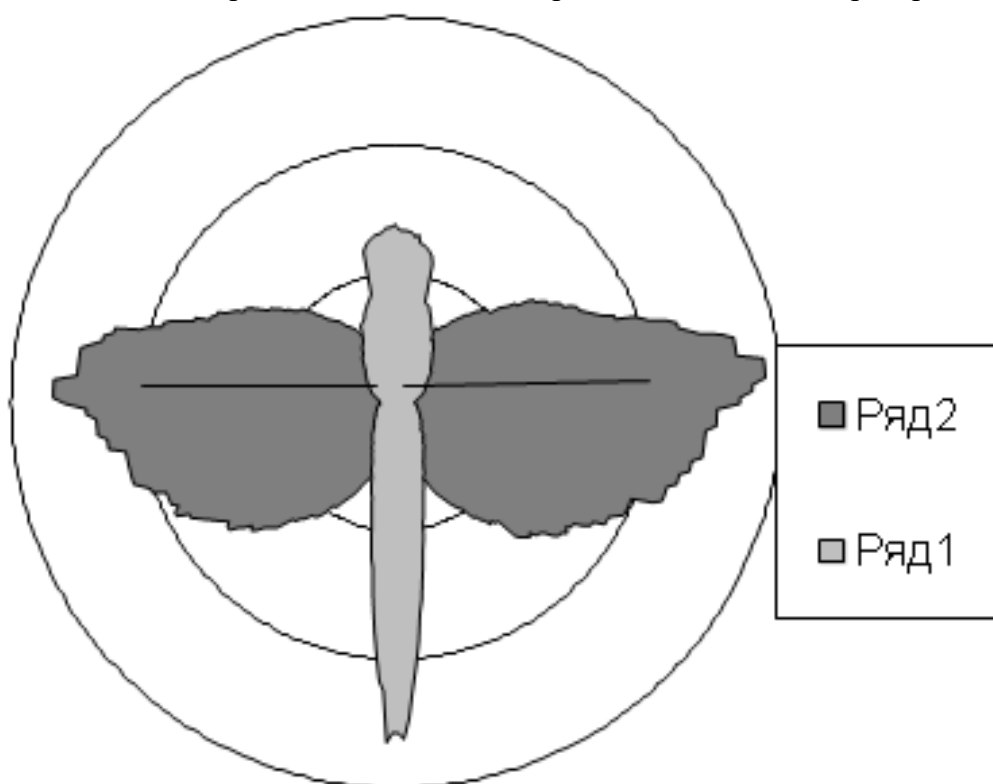


Рисунок 56 – Дорсовентральная проекция тела стрекозы (Ряд 1) и эквипотенциальная поверхность (Ряд 2) в полярной системе координат, центр которых совмещен с центром тяжести тела. Соотношение лучевых координат Ряда 1 (R1) и Ряда 2 (R2) описывается выражением: $R2=1/R1*15000$

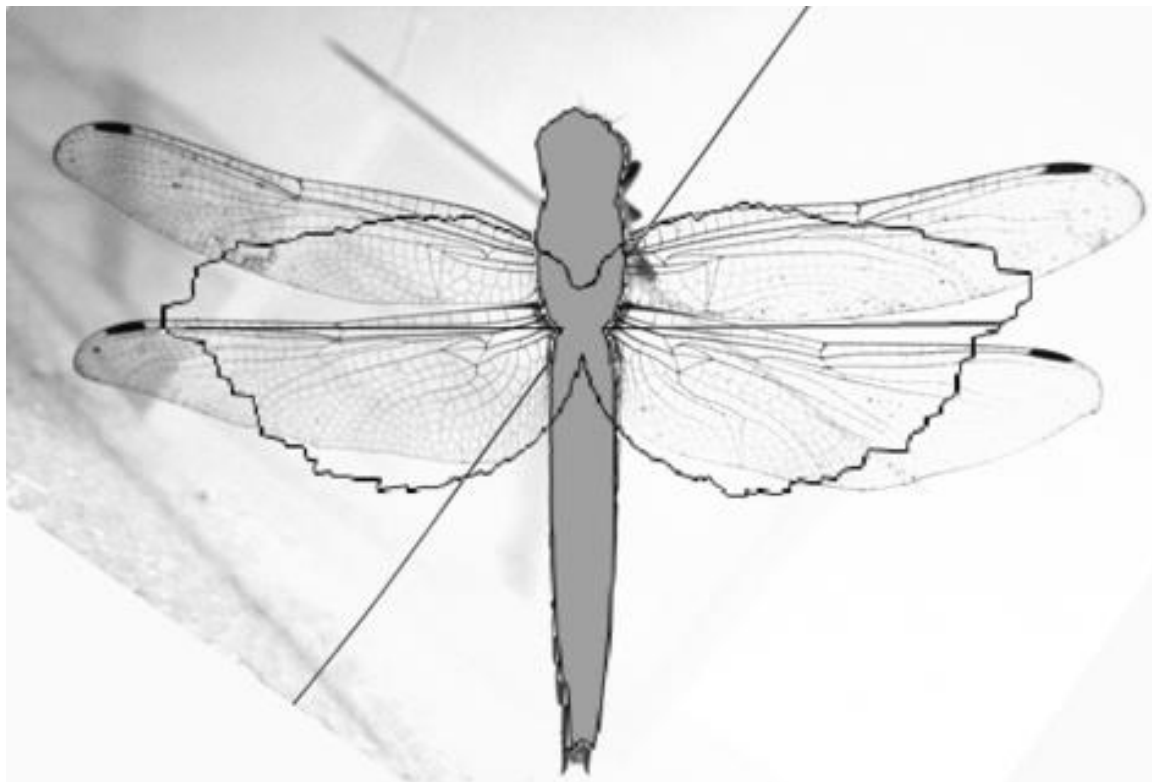


Рисунок 57 – Совмещение фотографии стрекозы, проекции ее тела и эквипотенциальной поверхности ($R_2=1/R_1*15000$)

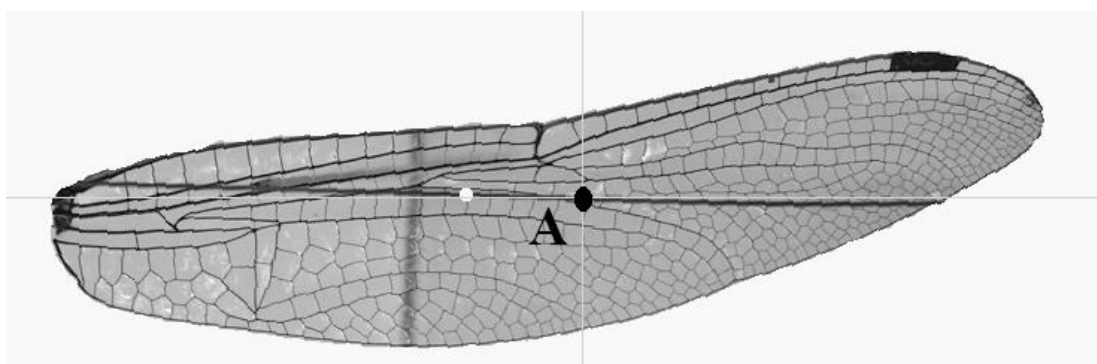


Рисунок 58 – Положение геометрического центра (А) переднего крыла стрекозы; положение центра тяжести крыла показано белым кружком

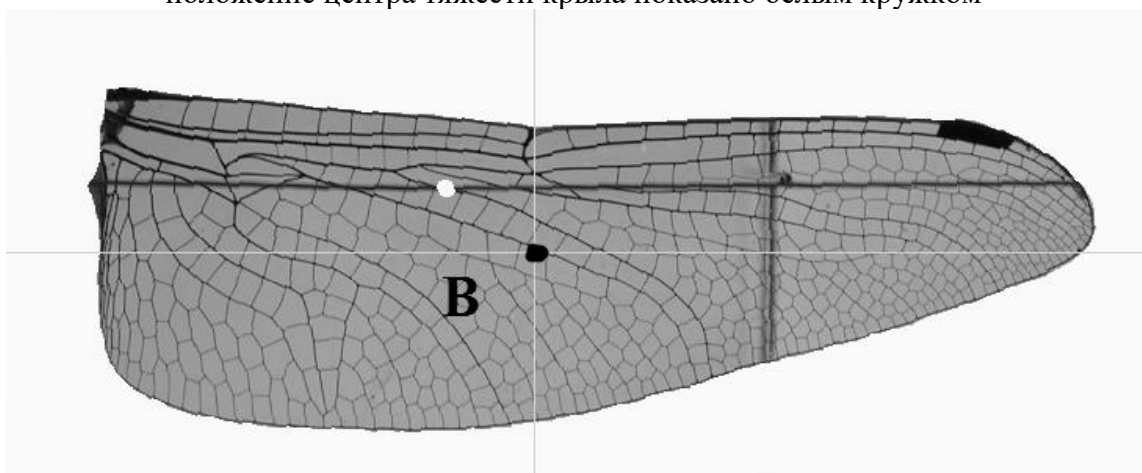


Рисунок 59 – Положение геометрического центра (В) заднего крыла стрекозы; положение центра тяжести крыла показано белым кружком

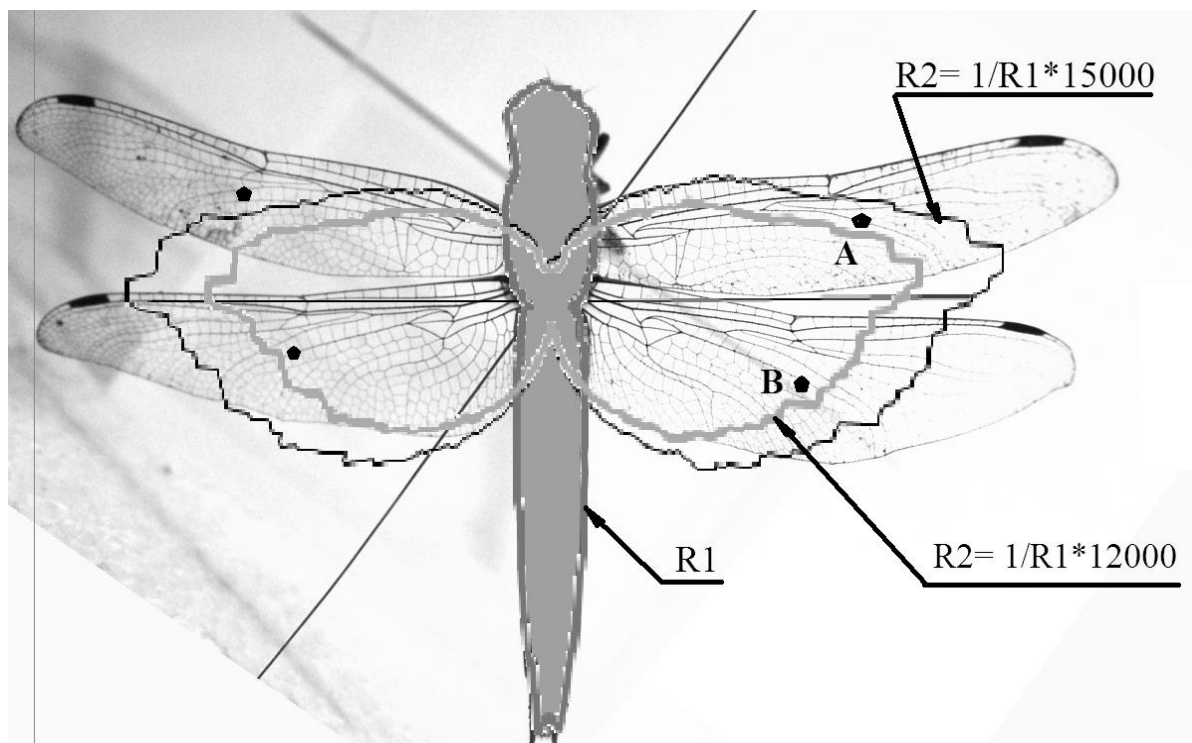


Рисунок 60 – Совмещение фотографии стрекозы, проекции ее тела и эквипотенциальных поверхностей ($R_2 = 1/R_1 * 15000$ и $R_2 = 1/R_1 * 12000$); точки А и В показывают положение геометрических центров переднего и заднего крыльев, соответственно

На рисунке 60 видно, что эквипотенциальная поверхность с коэффициентом 12000 проходит в непосредственной близости от геометрических центров переднего и заднего крыла, обозначенных на рисунке 60 как точки А и В. В полете центр нагрузки крыла совпадает с геометрическим центром несущей плоскости крыла. Таким образом, приведенный пример соответствует примеру 2 в части распределения массы тела насекомого на точки опоры.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что между геометрической формой жесткого экзоскелета тела насекомого и основными параметрами локомоторных придатков (таких, как длина конечностей, длина, форма и площадь крыльев и их пространственное расположение) имеется взаимозависимость, определяемая динамической формой. Однако для вскрытия сущности этой взаимосвязи необходимо рассмотреть явления движения с позиций взаимодействия систем симметрии геометрической и динамической форм тела.

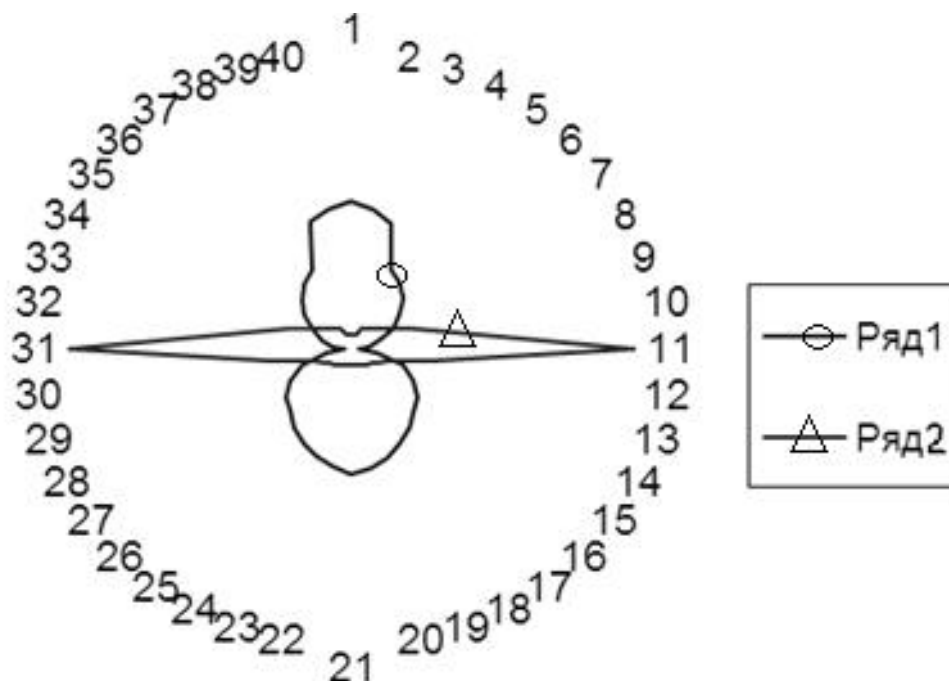


Рисунок 61 – Дорсовентральная проекция тела мухи (Ряд 1) и эквипотенциальная поверхность (Ряд 2) в полярной системе координат, центр которых совмещен с центром тяжести тела

3.8. Движение

Если динамическая асимметрия тела задается несовпадением его симметричных свойств в разных системах взаимодействия, то движение есть выражение взаимодействия этих систем.

Живой организм движется за счет внутренней энергии. Однако, ввиду фундаментального закона сохранения импульса внутренняя энергия не может превратиться в кинетическую иначе, как через распад тела на части. Однако, наблюдая за движением организма, никакого распада его на части мы не видим. Организм получает необходимый импульс за счет внешней среды, «отталкиваясь» от нее. Обычно, то, от чего отталкивается организм, не рассматривается. Кажется исчерпывающим знание того, что таракан, бегущий по столу, отталкивается от его поверхности. Любой другой организм, передвигающийся по этой поверхности, также будет от нее отталкиваться. Зачем эту поверхность рассматривать? Организм сам по себе и от поверхности не зависит. Однако это не совсем так. Каждый организм от одной и той же поверхности отталкивается по-разному. Это хорошо знают следопыты. След –

результат взаимодействия. Динамическая форма организма, как результат взаимодействия его геометрической формы с внешней средой, и есть то, что мы обычно называем следом, вернее следом мы называем только лишь «отпечаток», динамической формы – ее визуализированную часть.

Взаимодействие геометрической формы тела и его динамической формы осуществляется через локомоторный орган, конечности, крылья и т.п. При движении тело насекомого взаимодействует с внешней средой через локомоторный орган, который подвижно сочленен с корпусом. В момент толчка локомоторный орган фиксирован в окружающей среде. Для фиксации локомоторного органа в среде развиваются специальные морфологические структуры в виде крючков, шипов, различных выростов и плоскостей. В связи с этим, пространственная конфигурация локомоторных структур связана с эквипотенциальными поверхностями, о которых мы говорили выше (раздел 3.7. и рис.46-57).

По сочленениям тела насекомого с конечностями проходит невидимая граница геометрической и динамической форм. Вероятно, с этим связана незначительная масса конечностей насекомого относительно массы тела. В противном случае тяжелая конечность изменит динамическую форму тела. Вероятно, с этим же связано то, что, когда мы визуализируем динамическую форму тела по его проекции, не вовлекая в это придатки тела, то эквипотенциальные поверхности похожи на крылья или связаны с местами опоры (фиксации) конечностей на субстрате.

3.8.1 Динамические типы форм насекомых

Адаптивность габитуса насекомых, которая обычно является основой классификаций жизненных форм, определяется именно особенностями взаимосвязи геометрической и динамической форм. Несовпадение или совпадение симметрии геометрической и динамической форм одного и того же тела определяется пространственным положением геометрического центра и центра тяжести тела. Ввиду однонаправленности вектора силы тяжести и

трехмерности пространства возможны четыре динамических типа форм. Для выяснения динамического типа формы необходим анализ ее динамических свойств в какой-либо системе взаимодействия, например, в свободном падении. В этом случае тело движется под действием силы тяжести и преодолевает сопротивление воздуха. Данные условия движения одинаковы для любого тела, поэтому отличия в характере пространственной переориентации испытываемых тел будут определяться только их динамическими свойствами.

Тела, имеющие **форму пространственно стабилизированного типа**, в подобных условиях свободно вращаются относительно своего центра тяжести по трем осям, так как в воздушном потоке не возникает момент силы, стремящийся направленно изменить их пространственную ориентацию.

Простейшими, пространственно стабилизированными формами являются однородные тела геометрической формы – шар, куб, тетраэдр, то есть формы, сумма моментов сил которых относительно центра тяжести тела равна нулю. Подобными динамическими свойствами обладает любое тело, у которого геометрический центр всех проекций совпадает с проекциями его центра тяжести. В состоянии покоя подавляющее большинство насекомых относится к данному динамическому типу форм (рис. 62).

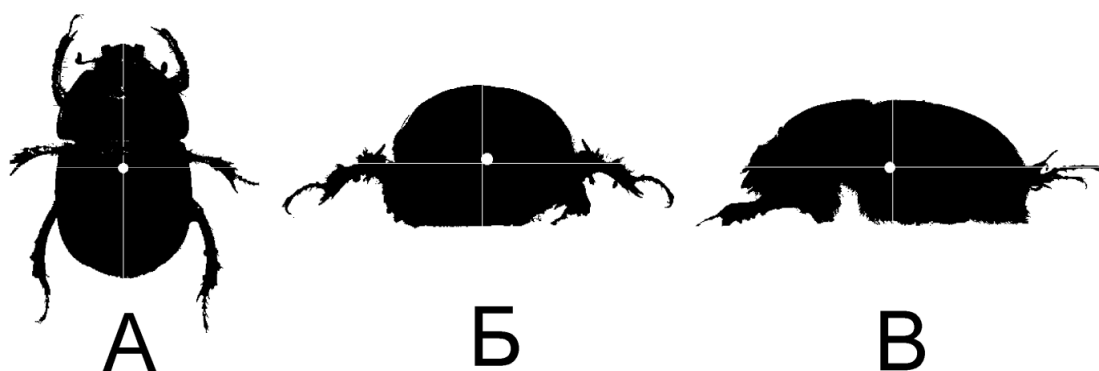


Рисунок 62 – Пространственно стабилизированная форма. А, Б, В – различные проекции жука (точкой отмечена проекция центра тяжести; точка пересечения линий – геометрический центр проекции насекомого) (по Пекин, Чичков, 2008)

К **пространственно нестабилизированному типу форм** относятся формы, у которых геометрический центр хотя бы одной из проекций не совпадает с проекцией центра тяжести тела (суммарный момент сил не равен

нолю). Форма, обладающая такими свойствами, при взаимодействии с другими телами будет постоянно менять свою пространственную ориентацию, пока возникающий момент силы не будет компенсирован внешней силой. В этом случае симметрия динамической формы и симметрия свойств внешней среды будут совпадать.

В соответствии с мерностью пространства существует три типа пространственно нестабилизированных форм организмов. Примером **пространственно нестабилизированной формы первого типа** является крыло насекомого или асимметричное состояние динамической формы насекомого в момент его переориентации по трем осям при развороте в воздушном потоке. В потоке воздуха возникает вращение насекомого за счет того, что у трех проекций геометрический центр не совпадает с проекцией центра тяжести (рис. 63 Г). В потоке воздуха под действием силы тяжести пространственно не стабилизированные формы первого типа перемещаются по спирали (пропеллирующий полет). Шаг спирали задан разностью координат проекций центра тяжести и геометрического центра на ось Y.

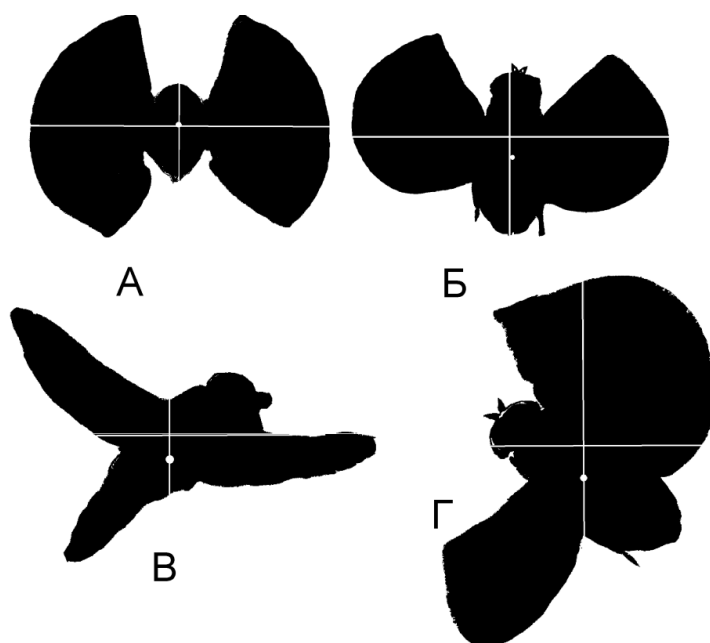


Рисунок 63 – Пространственно нестабилизированная форма первого (Г – проекция разворачивающегося слепня), второго (А, В – две проекции слепня в хOVERинге) и третьего (Б – проекция в прямолинейном полете) типов (по Пекин, Чичков, 2008), (здесь и далее обозначения Гц и Цт, как на рис. 59)

К пространственно нестабилизированным формам второго типа относятся формы, у которых геометрический центр не совпадает с проекцией центра тяжести на двух проекциях (рис. 64, рис. 65 А, Б, В, Г). В потоке воздуха тело такой формы будет ориентироваться в направлении проекции, где такое совпадение будет иметь место. В случае падения в воздухе – прямолинейное движение вниз (парашютирование). Переориентация пространственно нестабилизированной формы второго типа идет по одной координате вдоль оси Y . К данному динамическому типу относятся пропеллирующие насекомые в состоянии ховеринга (рис. 63 А, В).

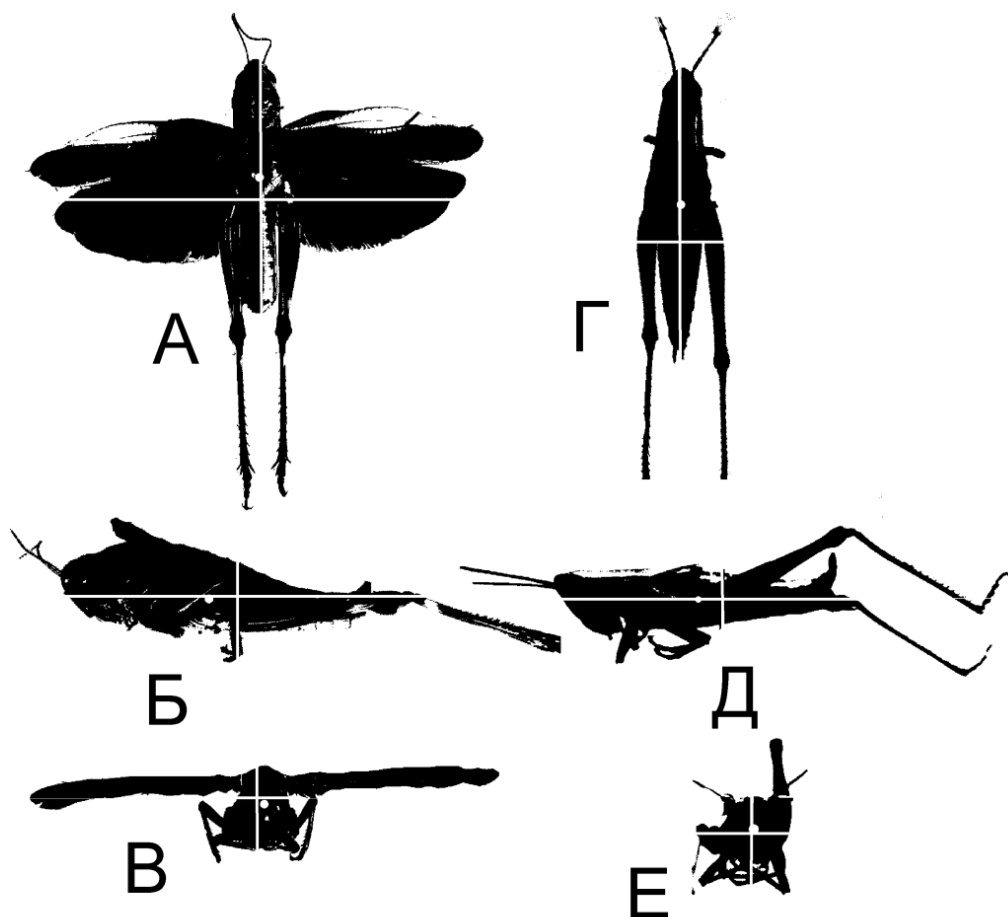


Рисунок 64 – Пространственно нестабилизированная форма второго типа (А, Б, В, Г, Д, Е – проекции саранчового при различных способах локомоции) (по Пекин, Чичков, 2008)

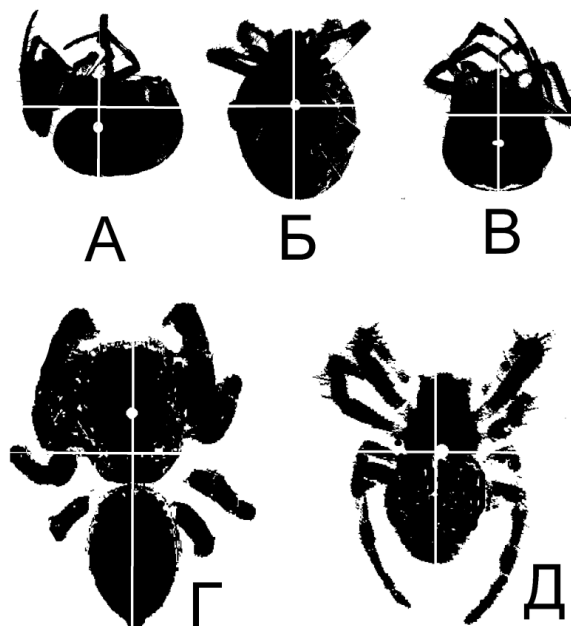


Рисунок 65 – Пространственно нестабилизированная форма второго типа (А, Б, В – различные проекции паука-тенетника; Г – проекция паука-скакунчика); пространственно стабилизированная форма (Д – проекция паука-засадника) (по Пекин, Чичков, 2008)

У пространственно нестабилизированных форм третьего типа геометрический центр проекций не совпадает с проекцией центра тяжести только на одной проекции (рис. 66). Такая форма переориентируется по двум координатам вдоль осей X и Y . В нашем примере падающее тело будет двигаться по наклонной (планирование). К данному типу форм относятся насекомые в состоянии планирующего и пропеллирующего прямолинейного полета и педальной локомоции.

Анализ разнообразия форм наземных беспозвоночных в объеме собранного материала позволил выделить все вышеперечисленные динамические типы. Оказалось, что для различных таксонов характерны определенные динамические типы форм. Кроме того, существует группа «трансформеров», которые могут принимать все динамические типы форм, и группа беспозвоночных, имеющих один преимущественный динамический тип. Так, например, саранчовые относятся к пространственно нестабилизированным формам второго типа. Данный динамический тип саранчовые сохраняют при любых способах передвижения и в покое. Эта группа беспозвоночных меняет форму лишь в пределах одного динамического типа, что накладывает отпечаток

на способы локомоции. Основной способ передвижения – прыжок. Форма саранчовых позволяет сохранять устойчивое положение в прыжке даже без использования крыльев. Применение крыльев при перелетах не приводит к изменению динамического типа. Исключения могут составлять саранчовые, способные к длительным перелетам. Некоторые, вероятно, могут принимать третий динамический тип форм, а при маневрах – и первый. Ко второму динамическому типу также относятся пауки-скакунчики. Несмотря на различия в механизме прыжка пауков и саранчовых, принцип сохранения устойчивого положения в прыжке един. Кроме того, к этому же типу относятся пауки-тенетники (рис. 65 А, Б, В). Данный динамический тип позволяет занимать устойчивое положение в ловчей сети. Пауки-засадники относятся к пространственно стабилизированному типу (рис. 65 Д).

Разнокрылые стрекозы имеют три динамических типа форм: пространственно стабилизированный тип – в состоянии покоя, а также первый и третий пространственно не стабилизированные. Равнокрылые стрекозы имеют первый, второй и третий нестабилизированные динамические типы. У чешуекрылых отсутствует лишь пространственно стабилизированный тип.

Насекомые, способные к компактной укладке крыльев: жуки, двукрылые, перепончатокрылые, некоторые равнокрылые и клопы имеют способность принимать все четыре динамических типа, и отнесены нами к группе трансформеров. Глубокая специализация трансформеров приводит к потере одного или нескольких динамических типов, как, например, у нелетающих жуков, мух тахин, или постельного клопа.

Таким образом, один и тот же динамический тип формы может быть реализован в широком спектре геометрических форм. В соответствии с этим, один принцип, лежащий в основе движения, может быть реализован в широчайшем морфологическом спектре живых организмов. И, тем не менее, этот морфологический спектр не бесконечен. Зная фундаментальные принципы движения организма можно ограничить и пределы морфологического

разнообразия, в рамках которого возможна реализация этого принципа движения.

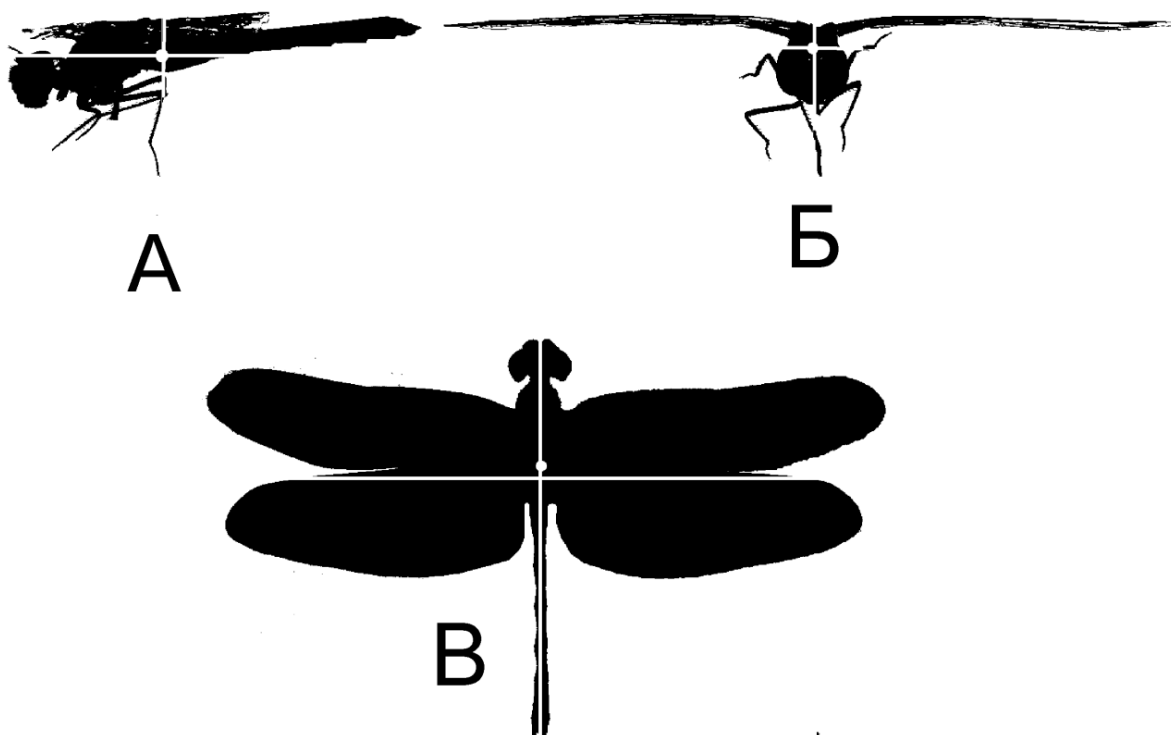


Рисунок 66 – Пространственно нестабилизированная форма третьего типа (А, Б, В – различные проекции стрекозы)

3.8.2. Как движется организм

В общем случае можно сказать, что организм движется за счет изменения своей формы. Детали различных форм движения организмов разрабатываются биомеханикой и довольно хорошо изучены. В рамках нашего исследования важны фундаментальные принципы движения организмов. И, прежде всего, нас будут интересовать формы движения, обеспечивающие максимальную подвижность организмов. Именно в этих формах движения наиболее ярко отражены фундаментальные основы движения организмов. Наибольших скоростей движения организмы достигают в воздушной среде. Именно при значительных превышениях плотности тела организма над плотностью среды возможно получение максимальной кинетической энергии организма за счет сил гравитации. А как указывалось ранее, именно гравитационный фактор

усиливает свое действие в неравновесных системах, каковыми являются живые системы.

Не вдаваясь в философию движения, определим, что любое смещение геометрического центра или центра тяжести тела относительно произвольной внешней точки является движением. В соответствие с этим, для осуществления движения организм должен сместить в пространстве-времени или геометрический центр, или центр тяжести. Общеизвестно, что организм так и движется, будь то амеба или гепард. Однако, нас будет интересовать описание этого процесса в предельно общих понятиях – с позиции теории симметрии.

Согласно одному из определений симметрии, предлагаемому Ю.А. Урманцевым «Симметрия – это категория, обозначающая сохранение признаков Π объектов O относительно изменений I .» (Урманцев, 2006, с. 195). Т.е. неперменный атрибут симметрии есть изменение, преобразование, процесс. В соответствии с этим, если мы имеем два центра симметрии (центр тяжести и геометрический центр), то мы имеем дело с двумя типами преобразований.

Одна группа преобразований связана с центром тяжести. В этом случае все изменения сопряжены с пространственным перераспределением масс тела относительно центра тяжести, который в пространстве и времени не меняет своего положения. Так как масса имеет и геометрическое выражение (объем), то соответственно перераспределение масс относительно центра тяжести сопровождается смещением геометрического центра.

Вторая группа преобразований связана с геометрическим центром. Соответственно, при плотностной неоднородности тела (одно из условий несовпадения центров), данные преобразования приводят к изменению в пространстве положения центра тяжести.

В силу того, что геометрический центр и центр тяжести являются по своей природе результатами соответствующих пространственных отношений и взаимодействий, они получают свое морфологическое выражение только как соответствующие процессы. При совпадении геометрического центра и центра тяжести, отличия внешних проявлений процессов взаимодействия отсутствуют,

т.е. отсутствует вариантная и инвариантная составляющие объекта. Объект становится точечным (однородный шар). В соответствии с этим, такой объект теряет пространственную активность, перемещается в пространстве как составная часть окружающей среды, как одна из частиц в общем потоке. Такой объект если и перемещается вне основного потока окружающей среды, то только как такая же составная часть другого потока. Такой объект лишен пространственной активности, того, что мы называем динамической асимметрией.

Несовпадение геометрического центра и центра тяжести организма, как центров симметрии различных систем взаимодействия, и есть неперемное условие движения. Для того чтобы данное несовпадение стало механическим движением (перемещением в пространстве) необходимо симметричное преобразование тела относительно одного из центров. При этом, «шаг» движения (величина перемещения в пространстве) определяется тем, насколько разнесены в пространстве указанные центры симметрии. В соответствии с этим, для того, чтобы организм «сделал шаг», ему необходимо развести в пространстве центр тяжести тела и геометрический центр.

3.8.3 Цикл движения меняющейся формы

Для того, чтобы рассмотреть «шаг» организма в предельно общем виде, необходимо отвлечься от возможного морфологического разнообразия его реализации. Это можно сделать, если рассматривать в качестве элемента предельно простую форму, такую как шар.

У однородного шара геометрический центр и центр тяжести совпадают. В связи с этим, если элементом формы принят шар, имеется только две возможности разведения центров:

- А) шар должен быть неоднородным;
- В) форма должна состоять из двух однородных шаров, но разных по размеру.

По сути, указанные варианты (А и В) есть одно и то же, с той разницей, что вариант А – внутрисистемный вариант реализации разведения центров, а вариант В – надсистемный.

Для наглядности рассмотрим вариант В, так как в этом варианте шар элементарен, а простейшая система представлена двумя шарами (рис. 67). В предлагаемой к рассмотрению модели центр тяжести (Цт) определяется как объемный центр формы, составленной шарами. Так как в модели предполагается, что шары однородные и равные по плотности, то Цт можно определять как объемный центр. Центр тяжести (Цт) проявляется в системе гравитационного взаимодействия с Землей. Геометрический центр (Гц) проявляется как результат взаимодействия поверхности тела с внешним потоком и в модели определяется как центр проекции в плоскости, параллельной оси, проходящей через центры шаров.

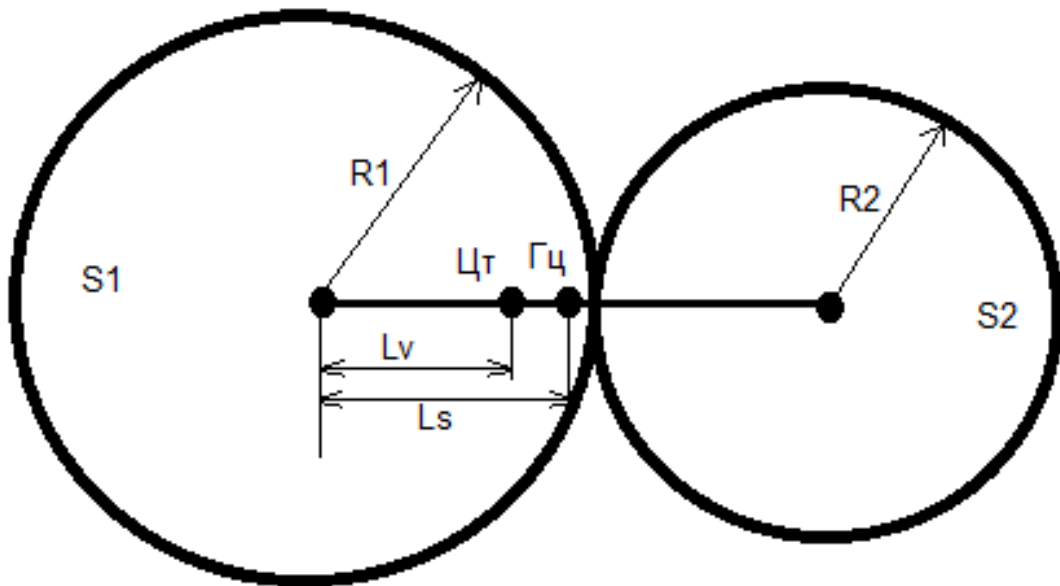


Рисунок 67 – Расхождение центра тяжести (объемного центра тела) и геометрического центра проекции тела, составленного двумя однородными шарами разного диаметра. S1 – площадь проекции большого шара; S2 – площадь проекции малого шара; R1 – радиус большого шара; R2 – радиус малого шара; Цт – центр тяжести тела; Гц – геометрический центр проекции; Lv – расстояние от центра большого шара до центра тяжести; Ls – расстояние от центра проекции большого шара до геометрического центра проекции всей фигуры

Предельные варианты ряда форм, составленные двумя шарами, в рассматриваемой модели представлены формой, состоящей из равных по

размеру шаров ($R_1=R_2$), и формой, состоящей из двух шаров, радиус одного из которых стремится к нулю ($R_1 \gg R_2$). В предельных вариантах указанного ряда форм геометрический центр проекции и центр тяжести будут совпадать. Во всех остальных случаях центры разведены. В рассматриваемой модели расстояние от центра шара, который не меняет своего радиуса, до геометрического центра обозначено как L_s , а до центра тяжести – L_v . На рисунке 68 и 69 показана диаграмма расхождения центра тяжести и геометрического центра проекции форм, составленных разными по размеру шарами.

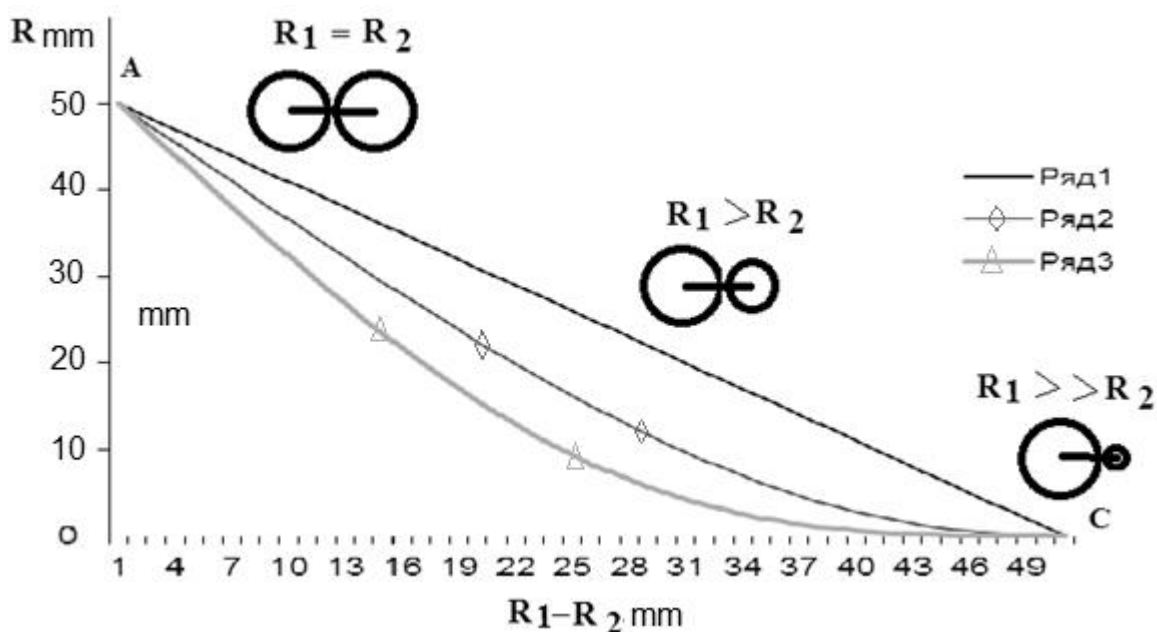


Рисунок 68 – Расхождение центра тяжести и геометрического центра проекции форм, составленных разными по размеру шарами; Ряд 1 – изменение R_2 (R_1 не меняется); Ряд 2 – изменение расстояния до геометрического центра проекции формы, составленной из двух шаров, от центра шара R_1 (L_s); Ряд 3 – изменение расстояния до центра тяжести формы, составленной из двух шаров, от центра шара R_1 (L_v); в точке (A) $R_1=R_2$, в точке (C) $R_2=0$

Расстояние между геометрическим центром проекции формы и ее центром тяжести (L_s-L_v) характеризует степень динамической асимметрии формы (As_v) относительно одной из проекций. Т.е. $As_v=L_s-L_v$. Если принять максимально возможное значение As_v за 1, то изменение As_v в ряду изменения форм, составленных разными по размеру шарами отражено на рисунке 69.

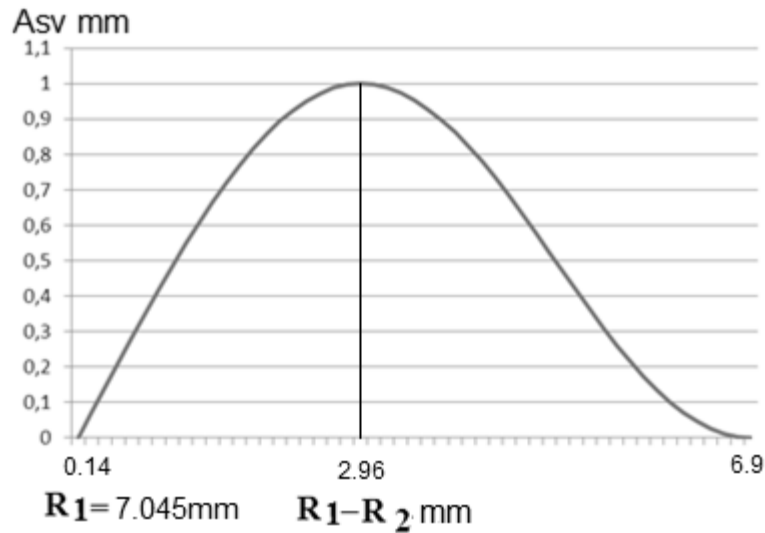


Рисунок 69 – Изменение расстояния между геометрическим центром проекции и центром тяжести тела (A_{sv}) в ряду изменения форм, составленных разными по размеру шарами (по оси абсцисс – разница радиусов шаров в мм)

Выявленное расхождение центра тяжести и геометрического центра у формы, состоящей из двух шаров, предполагает возможность возникновения момента сил относительно каждого центра в зависимости от условий взаимодействия тела с внешним потоком. В силу того, что рассматриваемые центры различны по своей природе и при этом реализованы на одном теле, они отражают отличия взаимодействия одного и того же тела относительно разных систем взаимодействия. При фиксации в пространстве одного из центров, второй должен совершать круговое движение за счет момента силы, возникающего в результате гравитационного взаимодействия или/и взаимодействия тела с внешним потоком до тех пор, пока этот момент силы не будет компенсирован.

Согласно рассматриваемой модели значение (A_{sv}) равно нулю только в случаях, когда форма составлена двумя одинаковыми шарами (в точке А) или одним шаром (в точке С радиус $R_2 \gg 0$). Соответственно, процесс перехода формы из состояния точки А в состояние точки С (прямой ход) и обратно, из состояния точки С в состояние точки А (обратный ход) может осуществляться двумя разными способами, соответствующим разным процессам осуществляемых в разных системах взаимодействия и, в силу этого, имеющих разные значения потенциальной и кинетической энергии. Отсюда, площадь,

ограниченная кривыми L_s –Ряд 2 и (L_v) – Ряд 3 (рис. 68), отражает работу, которая может быть совершена телом, изменяющим свою форму. Таким образом, при переходе формы из состояния А в состояние С по траектории L_s (изменение формы относительно геометрического центра проекции Гц), а обратно из состояния С в состояние А по траектории L_v (изменение формы относительно объемного центра Цт) образуется цикл. В случае, если моменты сил, возникающие при прямом и обратном процессе изменения формы, не равны, совершается работа (А) – движение тела (рис. 70).

На рисунке 70 показана универсальная модель движения, из которого видно, что описываемый моделью процесс есть не что иное, как симметричное преобразование формы тела. Согласно определению симметрии Ю.А. Урманцева (2006), имеет место сохранение признаков П объектов О (радиусы шаров исходных и конечных равны) относительно изменений И (прямой и обратный ход). Т.е. имеются все неперенные атрибуты симметрии.

Однако, стоит особо обратить внимание на то, что в результате симметричных преобразований только геометрическая форма отразилась сама на себя. Динамическая форма, которая имеет характеристики пространственного положения относительно внешней системы взаимодействия, изменилась – сместилась в пространстве. Полученное смещение в пространстве – «шаг» – есть результат однонаправленного процесса. В универсальной модели есть прямой и обратный ходы, отражающие разведение и схождение Цт и Гц. Отсюда и симметричное преобразование геометрической формы. Однако обратный физический процесс отсутствует.

Преобразование формы из состояния А в состояние С сопровождается и смещением Гц относительно Цт, а процесс преобразования формы из состояния С в А1 происходит при смещении Цт относительно Гц. При этом важно отметить, что смещение Гц относительно Цт и смещение Цт относительно Гц – разные процессы. В первом случае имеет место процесс изменения геометрической формы – пространственной конфигурации тела при неизменной равнодействующей распределения масс (прямой ход).

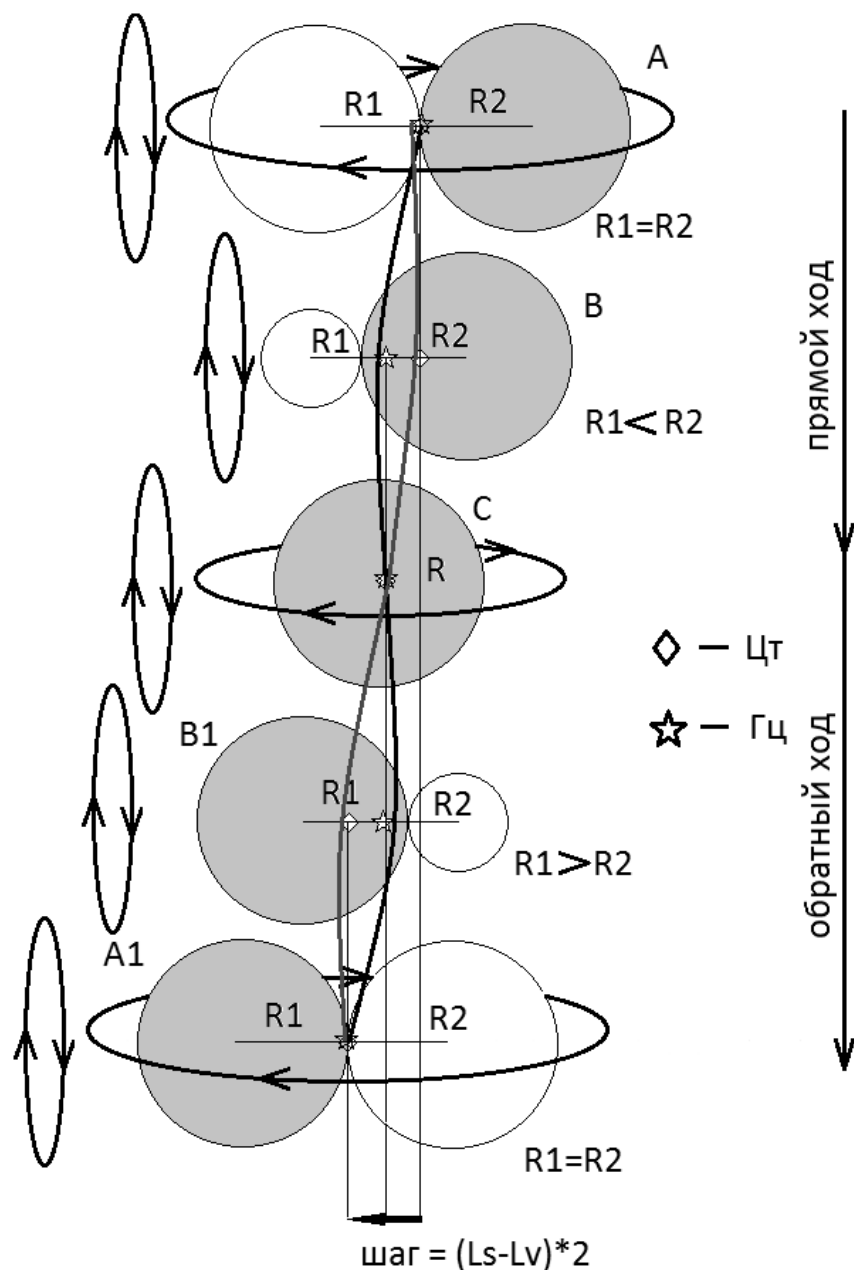


Рисунок 70 – Схема цикла движения тела, составленного шарами разного размера (имеются все атрибуты симметрии). Стрелками показаны возможные вращения тела без пространственного смещения геометрического центра (Гц) и центра тяжести (Цт). А, С и А1 – пространственно стабилизированные формы; В и В1 – пространственно не стабилизированные формы (правая и левая). **ВНИМАНИЕ! Шаг равен удвоенной величине максимального значения A_{sv} ($A_{sv} = L_s - L_v$)**

Во втором случае происходит перераспределение масс тела – смещение Цт относительно равнодействующей взаимодействия, с внешним потоком приложенной к Гц проекции (обратный ход). Формы в состоянии В и В1 геометрически одинаковы. Однако, с динамической точки зрения формы В и В1 разные, т.к. имеют разную пространственную ориентацию (одна левая другая

правая). Обе формы образовались в результате разных процессов, которые с энергетической точки зрения необратимы. Сам цикл движения тела за счет изменения формы возможен благодаря наличию в нем форм в состоянии С, или А, или А1, пространственно неориентированных (пространственно стабилизированный тип формы). В таких состояниях Цт и Гц совпадают, соответственно, исчезают вектор процесса и динамическая асимметрия. Динамически симметричное тело становится точечным, не выделенным каким-либо процессом из окружающей среды. Именно в состоянии динамической симметрии возможен переход от одного физического процесса к другому. Данная точка («точка опоры») в цикле движения меняющейся формы чрезвычайно важна. **Пространственно-временная фиксация точки опоры возможна благодаря тому, что тело пространственно стабилизированного типа становится не выделенным из внешней среды или внешнего потока. Одновременно с фиксацией тела появляется возможность его будущего направленного пространственного перемещения при изменении его динамической формы.** Еще одним существенным моментом является тот факт, что таких «точек опоры» в цикле движения формы должно быть минимум две (форма в состоянии С и А) (рис. 70), т.к. при этом условии появляется возможность возврата прежней пространственной конфигурации тела при однонаправленном процессе увеличения энтропии, т.е. возможна реализация цикла формы в пространстве и времени. При этом стоит заметить, что **цикл формы представляет собой не только средство ее движения, но и средство сохранения формы.** Отсюда можно сделать массу далеко идущих предположений и выводов, один из которых широко известен и составляет основу биологии – сохранение формы живого есть процесс.

3.8.4. Движение организма с использованием одного центра опоры

Рассмотренный на модели механизм движения тела при циклическом изменении его формы можно наблюдать как в природе, так и в эксперименте.

Наиболее эффектно движение динамически активных форм организмов, относящихся к пространственно нестабилизированным типам форм.

Одной из широко известных динамически активных форм организмов является такая жизненная форма, как яйцо. Еще более интересно куриное яйцо как пример организма, имеющего жесткий экзоскелет (скорлупа), не позволяющий менять геометрическую форму тела и имеющий одну точку опоры.

Широко известные свойства живого яйца, являющиеся следствием того, что яйцо относится к пространственно нестабилизированным формам третьего типа, – отсутствие свободного вращения, а также наличие свойства катиться по дуге. У пространственно нестабилизированных форм третьего типа геометрический центр проекций не совпадает с проекцией центра тяжести только на одной проекции (рис. 66, 71). Такая форма переориентируется по двум координатам вдоль осей X и Y , т.е. движется в плоскости. **В соответствии с этим, если происходит смещение тела по одной координате, то должно быть смещение и относительно другой координатной оси.**

Куриное яйцо имеет расхождение латеральной проекции центра тяжести и геометрического центра. В соответствии с этим, не насиженное куриное яйцо имеет наклон продольной оси к горизонтальной плоскости, на которой оно лежит, около 3° . В процессе развития куриного эмбриона угол наклона оси яйца возрастает до 21° . Изменение наклона оси яйца при его развитии есть не что иное, как изменение его динамической формы. При этом геометрическая форма яйца из-за жесткой скорлупы не меняется. Именно благодаря этому наклону яйцо свободно вращается вокруг своей продольной главной оси вращения, но возникает момент сил, препятствующий вращению яйца относительно второй (перпендикулярной оси яйца) главной оси вращения. В такой ситуации, катнув по горизонтальной поверхности яйцо, мы получим его движение по дуге. Т.е. имеет место движение тела относительно двух осей координат, расположенных в плоскости качения. Кстати, пустая скорлупа куриного яйца, после удаления из него содержимого через маленькое отверстие, катится по прямой линии.

Согласно динамическим свойствам, пространственно не стабилизированные формы третьего типа способны к планированию. Куриное яйцо также способно к планированию. Такое движение можно наблюдать при всплытии или погружении яйца в жидкости. В данном случае имеет место движение тела относительно двух осей координат, одна из которых расположена в вертикальной плоскости. Интересно то, что планирование предполагает движение тела в направлении смещения центра тяжести. У яйца центр тяжести смещен к острому концу. При погружении яйцо движется по наклонной острым концом вперед – планирует. Однако всплывает яйцо, двигаясь по наклонной тупым концом вперед. Если погружается яйцо под действием силы тяжести, то всплывает оно под действием архимедовой силы.

Еще более эффектного движения куриного яйца можно добиться, поместив его на вибрирующую поверхность. В таких условиях яйцо начинает быстро двигаться тупым концом вперед и даже способно преодолевать подъемы по наклону, соразмерному с наклоном продольной оси яйца.

На вибрирующей поверхности яйцо в какой-то момент времени не соприкасается с поверхностью и вращается вокруг своего центра тяжести (рис. 71, 72). В другой момент, при контакте с вибрирующей поверхностью, яйцо вращается (перекачивается) относительно геометрического (в данном случае, объемного) центра (рис. 73). Т.е. имеет место циклическое изменение (изменение пространственной ориентации) яйца относительно разных систем взаимодействия, что и приводит, в конечном счете, к его движению.

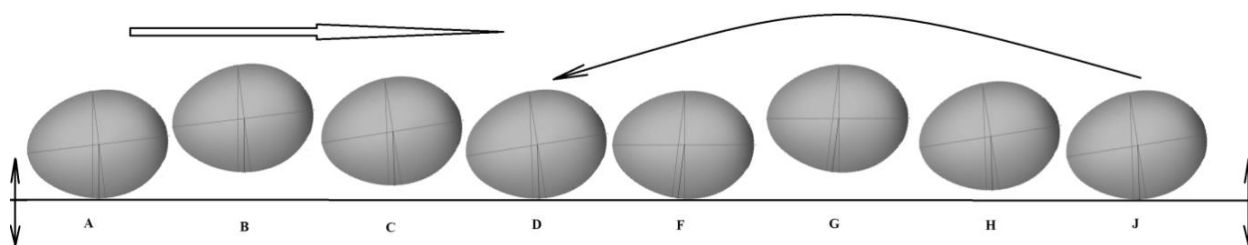


Рисунок 71– Схема механизма движения куриного яйца вдоль вибрирующей поверхности. Места опоры яйца в различные моменты движения меняются, также меняется угол наклона продольной оси яйца; А-Ж – последовательные положения яйца на вибрирующей поверхности; период колебания яйца (Т) $T=2,86$ с

Здесь стоит обратить внимание на то, что, как и в предыдущем случае, движение тела происходит в плоскости, т.е. вдоль двух осей координат, одна из которых направлена вертикально.

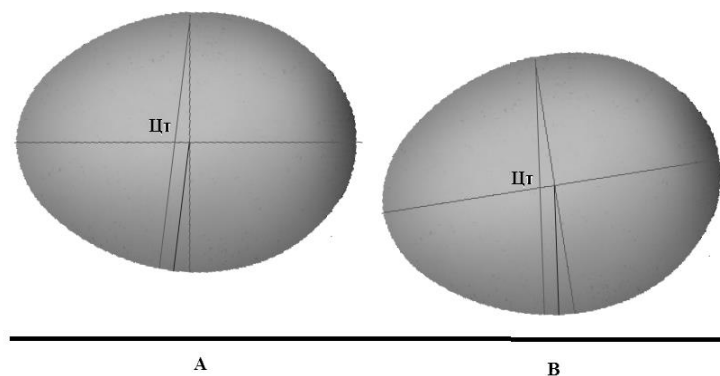


Рисунок 72 – Вращение яйца вокруг центра тяжести в момент отсутствия контакта с поверхностью; А и В – различные положения яйца

Самое важное состоит в том, что, несмотря на различие механизма движения яйца при планировании в жидкости, при качении его по плоскости и движении вдоль вибрирующей поверхности, фундаментальная основа движения (динамические свойства формы третьего типа) определяется динамической асимметрией яйца.

Если внимательно рассмотреть движение яйца (рис. 73), то можно заметить, что яйцо всегда опирается на одну точку. Однако при генерации локомоторной волны точка опоры меняет свое положение. В воздухе до момента «приземления» яйца точка опоры смещена в сторону острого конца. При «перекачивании» точка опоры смещается в сторону тупого конца яйца. Т. е. при генерации локомоторной волны яйца проекция точки опоры перемещается в горизонтальной плоскости, тогда как центр тяжести яйца совершает колебательное движение в вертикальной плоскости (рис. 74). Данная особенность является свойством динамической формы, а именно, процесс переориентации формы в двух плоскостях как следствие течения двух разных процессов: движения относительно центра тяжести тела и движения относительно его геометрического центра.

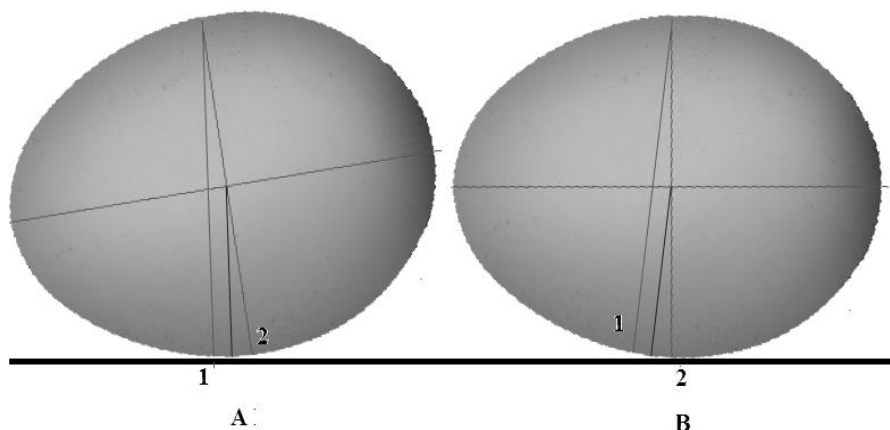


Рисунок 73 – Характер пространственной переориентации куриного яйца при движении вдоль вибрирующей поверхности; при переходе из положения А в положение В, яйцо вращается относительно геометрического центра и перекачивается из точки опоры 1 в точку опоры 2; расстояние между точками 1 и 2 – «шаг яйца» составляет 7,3 мм

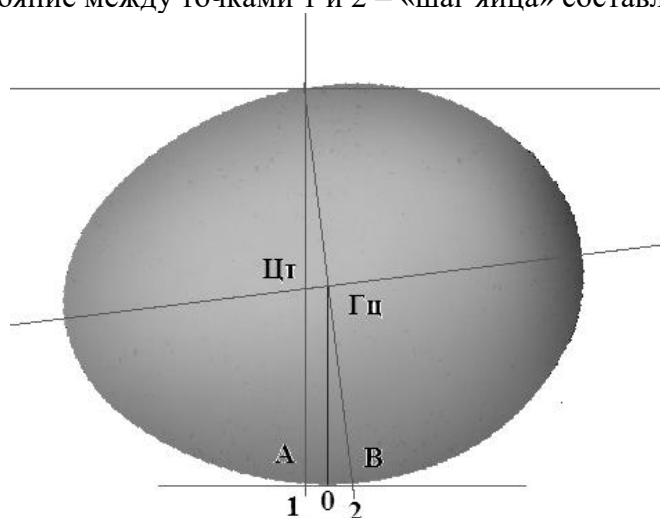


Рисунок 74 – Продольная ось яйца наклонена на 10° относительно горизонтальной поверхности; Цг – центр тяжести яйца; Гг – геометрический центр яйца; 1 – центр опоры первый; 2 – центр опоры второй; 0 – точка опоры яйца в состоянии покоя (**ВНИМАНИЕ!** Расстояние между точками 1 и 2 (шаг) равно удвоенному расстоянию между Цг и Гг, которое равно приблизительно 3,7мм, отсюда максимальная скорость яйца при движении вдоль вибрирующей поверхности при $T=2,86$ с составляет 8 мм/с)

Указанные положения точки опоры отделяют две фазы движения яйца. Первая фаза – это время, когда яйцо находится в воздухе и имеет место движение (поворачивание) вокруг центра тяжести тела его геометрического центра – «прямой ход» (рис. 72 А, 73 А). Вторая фаза соответствует перемещению точки опоры вперед (к тупому концу по направлению движения) при перекачивании яйца. В этой фазе движения происходит поворот относительно геометрического центра – «обратный ход» (рис. 72 В, 73 В).

Несмотря на то, что точка опоры яйца одна в локомоторном цикле, геометрический центр площади опоры имеет два крайних положения (точка 1 и точка 2), относительно которых протекает прямой и обратный процесс циклического изменения формы. При этом, отношение расстояния между геометрическим центром и центром тяжести (рис. 71) к величине горизонтального смещения центра опоры составляет $\frac{1}{2}$. Это означает, что величина шага равна удвоенной величине смещения центра тяжести тела от его геометрического центра.

3.8.4. Движение организма с использованием двух центров опор

Несмотря на то, что гусеница бабочки имеет несколько точек фиксации на субстрате все эти точки функционально объединены между собой. Например, у некоторых гусениц бабочек из семейства пядениц (*Geometridae*) опоры функционально объединены в два блока. Передний блок опор представлен шестью точками фиксации (гомологи конечностей бабочки). Задний блок опор представлен четырьмя брюшными ножками (рис. 75).

Функциональное единство опор в блоке наиболее наглядно при рассмотрении движения гусениц бабочек из семейства пядениц (*Geometridae*) (рис. 76).

В связи с тем, что при движении гусеница пяденицы практически «складывается пополам», длину шага нельзя определить по смещению головного или заднего конца тела относительно друг друга. При изменении формы гусеницы смещение центра опоры составляет $\frac{1}{2}$ от изменения длины тела. Т.е. один видимый шаг гусеницы соответствует двум шагам организма при других типах локомоции. При движении на двух опорах по типу гусеницы пяденицы длина локомоторной волны определяется **продольным смещением геометрического центра точки опоры гусеницы**. Локомоторная волна сопровождается процессом разведения и схождения геометрического центра площади опоры и центра тяжести тела. В данном случае это возможно за счет изменения формы тела гусеницы. Изменение пространственной конфигурации

опор также является следствием изменения формы тела. В связи с этим, опоры выполняют функцию фиксации и не являются источником механической локомоторной волны как при pedalной локомоции насекомых с жестким экзоскелетом.

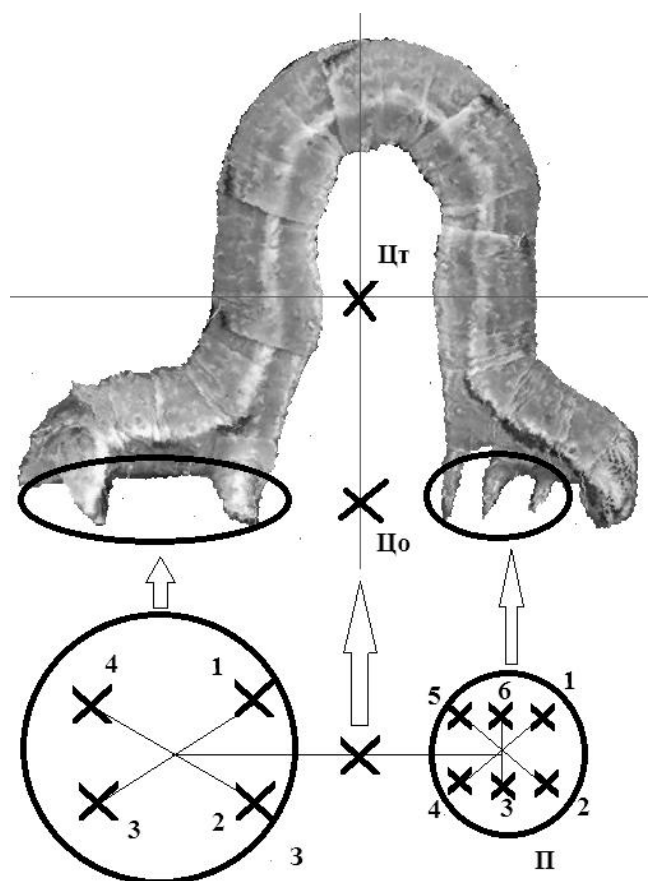


Рисунок 75 – Схема опор гусеницы бабочки из семейства пядениц (*Geometridae*) в одной из локомоторных поз; Цг – положение центра тяжести; Цо – центр опоры гусеницы; П – передний блок опор; З – задний блок опор; 1-6 и 1-4 номера точек фиксации переднего и заднего блока опор

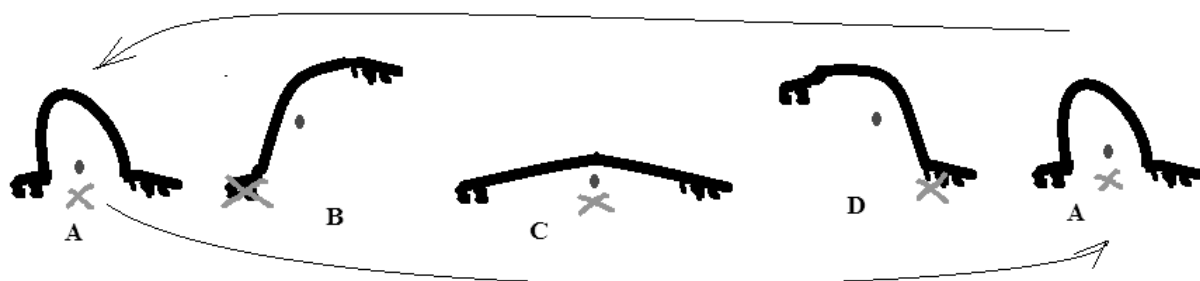


Рисунок 76 – Схема цикла движения гусеницы бабочки из семейства пядениц (*Geometridae*); А-Д – локомоторные позы ползущей гусеницы; положение геометрического центра площади опоры обозначено крестиком; положение центра тяжести тела отмечено точкой

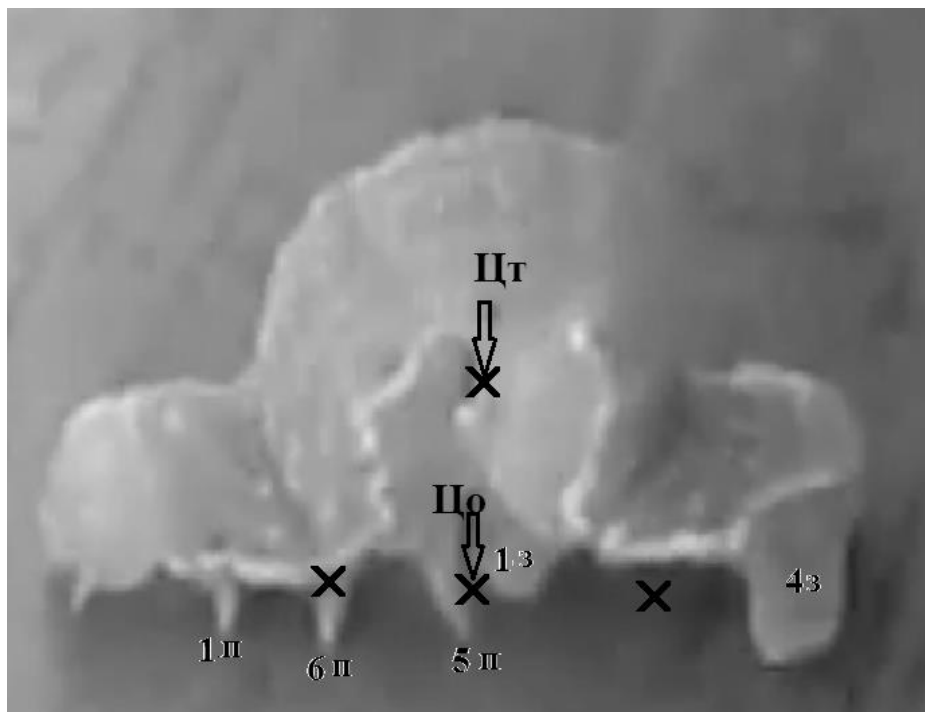


Рисунок 77 – Гусеница бабочки из семейства пядениц (*Geometridae*) в одной из локомоторных поз; Цт – положение проекции центра тяжести тела; Цо – проекция центра опоры гусеницы; крестиками обозначено положение латеральных проекций геометрических центров переднего и заднего блока опор

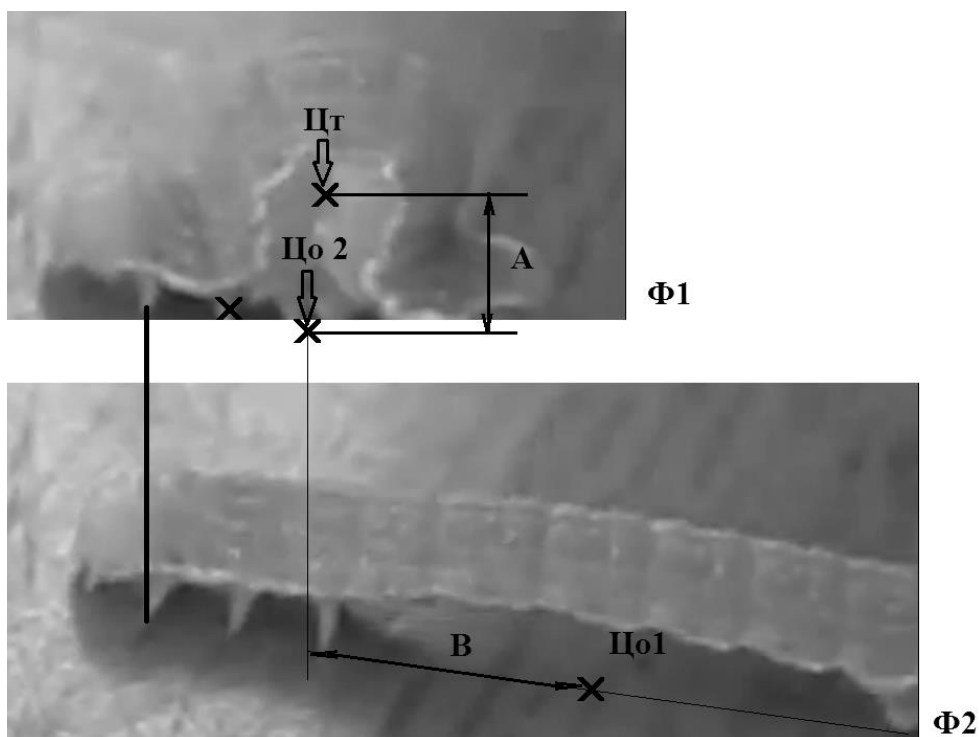


Рисунок 78 – Характер смещения центра опоры и высоты поднятия центра тяжести тела гусеницы бабочки из семейства пядениц (*Geometridae*) в различные фазы движения; Ф1-Ф2 – фазы движения гусеницы; Цт – центр тяжести тела; Цо1 – положение центра опоры в фазу движения Ф2; Цо2 – положение центра опоры в фазу движения Ф1; А – вертикальное смещение центра тяжести тела над центром опоры; В – горизонтальное смещение центра опоры в локомоторном цикле

Несмотря на то, что функционально точек опор две, так же, как и в случае движения яйца, в локомоторном цикле гусеницы геометрический центр площади опоры имеет два крайних положения, относительно которых протекает прямой и обратный процесс циклического изменения формы. При этом, отношение величины вертикального смещения центра тяжести тела (рис. 78 А) к величине горизонтального смещения центра опоры (рис. 78 В) составляет $\frac{1}{2}$. Это означает, что величина шага равна удвоенной величине смещения центра тяжести тела.

3.8.5. Движение организма с использованием трех центров опор

Об адекватности отражения моделью движения реальных локомоторных механизмов насекомых можно судить по сходству пространственной динамики центров тяжести или геометрических центров проекций движущегося насекомого и характера изменения положения указанных центров модели.

На рисунке 79 отражено изменение положения геометрического центра латеральной проекции движущейся гусеницы в продольном направлении.

Движущуюся гусеницу снимали на видеокамеру. По материалам видеосъемки были выделены повторяющиеся локомоторные позы (рис. 80), сопровождающиеся характерными изменениями формы тела. Для каждой характерной формы тела повторяющегося локомоторного цикла ползущей гусеницы определено положение геометрического центра латеральной проекции. С целью сравнения динамики положения геометрического центра в продольном направлении все проекции совместили по левой крайней точке (задний конец тела гусеницы). Аналогично все последовательные фазы модели движения совместили по левому краю окружности с радиусами R_1 .

Из рисунка 79 видно, что характер изменения положения геометрического центра (Гц) определяемого моделью схож с изменением положения геометрического центра латеральных проекций, соответствующих разным формам локомоторного цикла ползущей гусеницы.

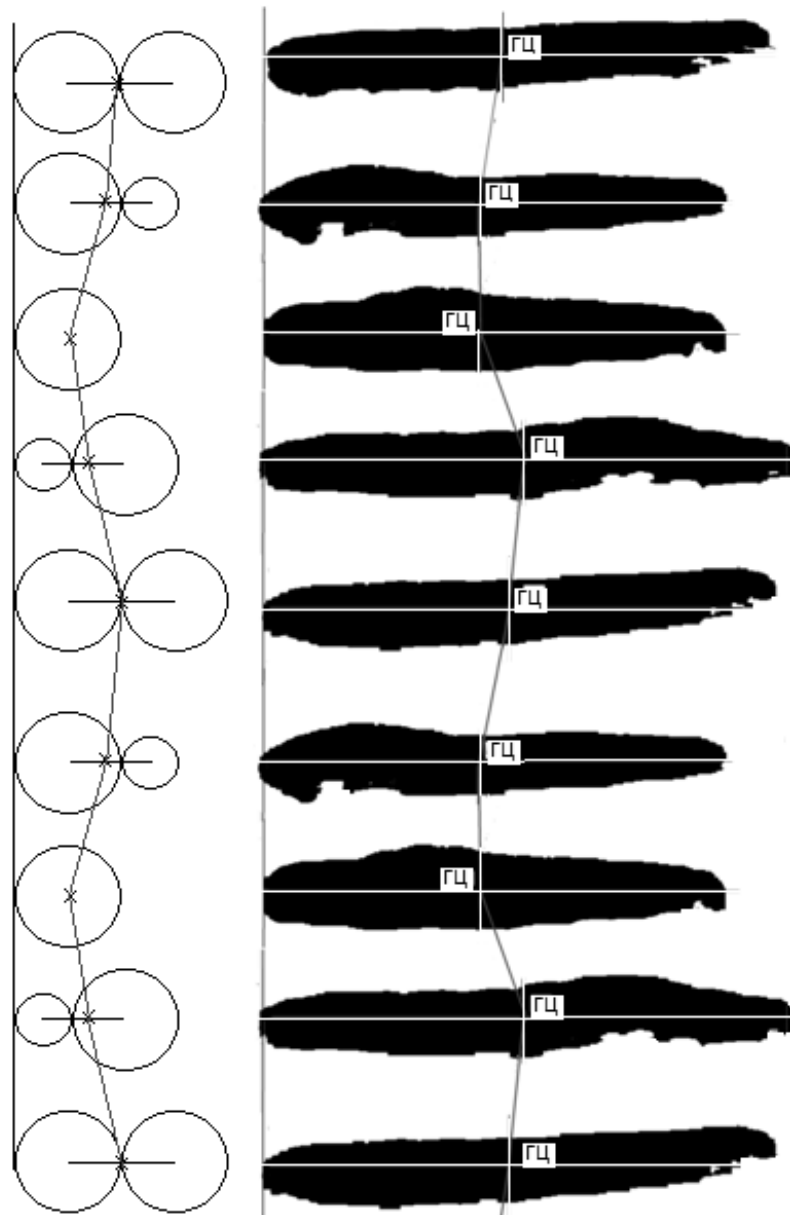


Рисунок 79 – Сходство изменения положения геометрического центра, определяемого моделью (левый ряд Гц обозначен крестиком) с изменением положения геометрического центра латеральных проекций, соответствующих разным формам локомоторного цикла ползущей гусеницы (правый ряд)

Генерируемая ползущей гусеницей локомоторная волна является продольной относительно характера перемещения геометрического центра, но поперечной относительно перемещений центра тяжести тела (рис. 80).

На рисунке 80 показано положение геометрического центра опоры в различные локомоторные позы гусеницы. При переходе из локомоторной позы А в позу В происходит смещение геометрического центра опоры вперед. Смещение геометрического центра происходит за счет изгиба тела гусеницы,

при котором часть опор отрываются от субстрата и смешаются вперед. Изгиб тела гусеницы происходит в вертикальной плоскости, соответственно происходит и поднятие центра тяжести тела гусеницы над плоскостью субстрата.

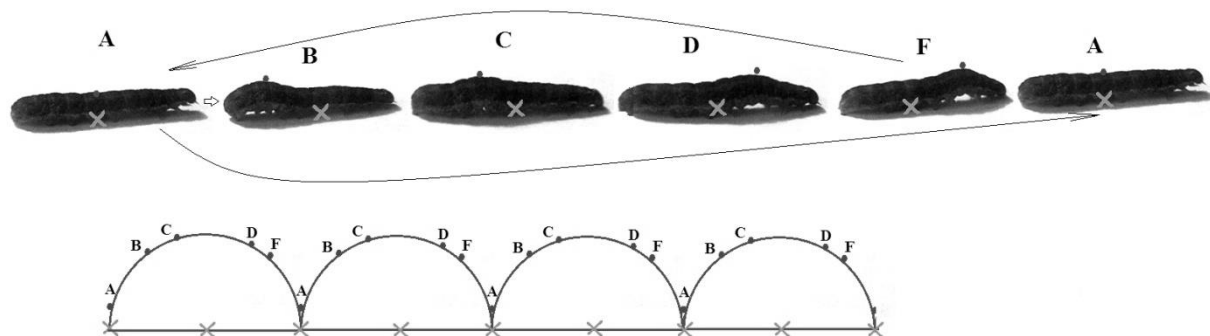


Рисунок 80 – Локомоторные позы ползущей гусеницы (А-В) и схема ее локомоторной волны; положение геометрического центра площади опоры обозначено крестиком; положение наивысшей точки тела отмечено точкой

Надо отметить, что нахождение центра тяжести тела гусеницы, постоянно меняющей форму, технически сложно осуществимо. Однако, о характере пространственного перемещения центра тяжести мы с высокой долей вероятности можем судить по характерной волне изменения формы тела (рис.80). В различные локомоторные позы (рис. 80 В-В) центр тяжести тела движется по вертикальной дуге от заднего конца тела к переднему. При переходе гусеницы из позы В в позу А центральное положение геометрического центра опоры восстанавливается за счет смещения передних опор гусеницы вперед.

В движении гусеницы возможно выделение трех блоков опор, отличающихся характером и временем переноса в локомоторном цикле. В первый блок опор объединены три пары грудных конечностей гусеницы. Второй блок опор представлен (наиболее часто) четырьмя парами брюшных ножек. Третий блок опор – задней парой брюшных ножек. Указанные функциональные блоки опор обычно разделены пространственно (рис.81).

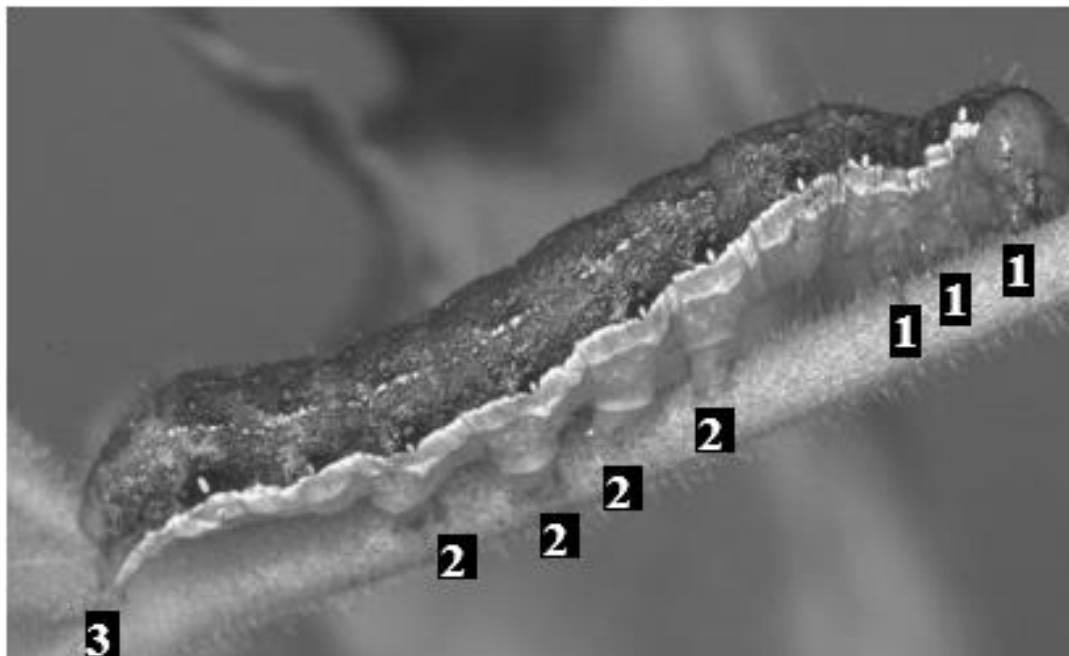


Рисунок 81 – Пространственное разделение блоков опор гусеницы капустной совки 1 – передний блок опор; 2 – средний блок опор; 3 – задний блок опор (фото с сайта <http://www.7.inra.fr/hyppz/IMAGES/7032162.jpg> с изменениями)

При движении гусеницы выделяются две основные фазы. Фаза перемещения переднего и заднего блока опор (рис. 82 В). В эту фазу движения гусеница опирается на брюшные ножки, тогда как задняя пара брюшных ножек и грудные конечности перемещаются. Вторая фаза (рис. 82 С) характеризуется перемещением брюшных ножек в то время, когда грудные конечности и задняя пара брюшных ножек зафиксированы на субстрате.

Интересно то, что в рамках локомоторного цикла порядок фиксации на субстрате функциональных блоков может меняться. Например, первый и второй блоки могут быть закреплены, в то время как третий блок перемещается. Или наоборот третий и второй блоки закреплены во время смещения первого блока. Важно то, что при движении два из трех опорных блоков закреплены на субстрате, в то время как один переносится.

Как уже упоминалось, определение положения центра тяжести тела у ползущей гусеницы определить технически сложно. Однако об относительной величине смещения центра тяжести в вертикальной плоскости можно с уверенностью судить по величине изгиба тела гусеницы.

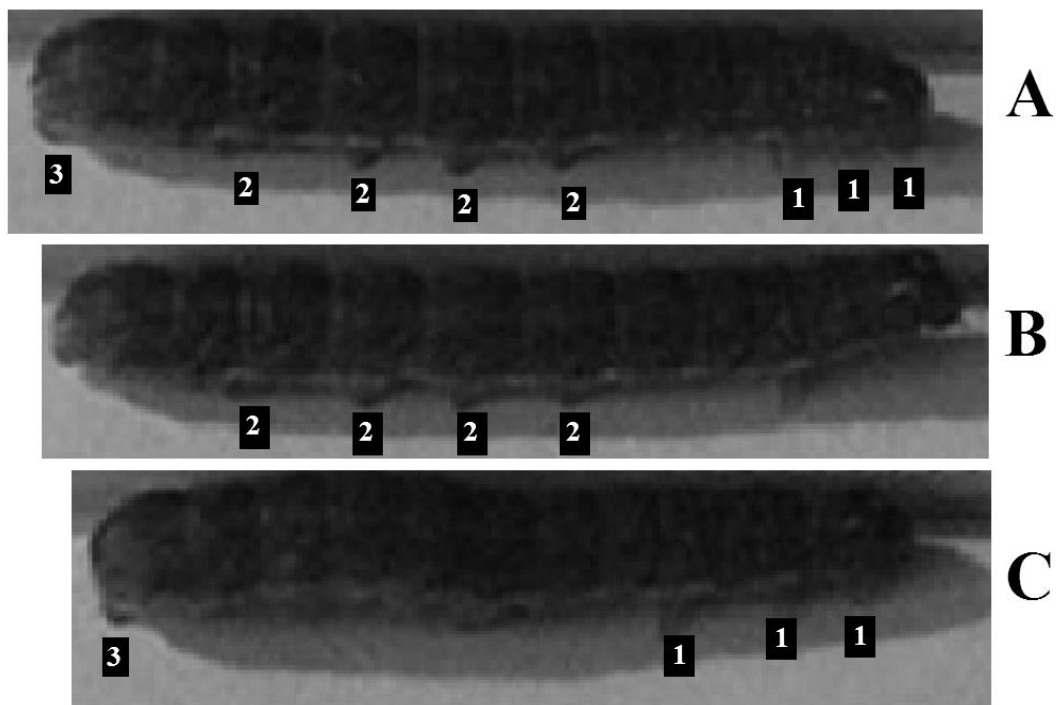


Рисунок 82 – Фиксация функциональных блоков опор (1-3) на субстрате в различные фазы локомоторного цикла; А – начальная фаза движения (все опоры закреплены на субстрате); В – фаза переноса первого и третьего блока опор; С – фаза переноса второго блока опор

На рисунке 83 видно, что величина вертикального смещение тела гусеницы к длине шага составляет $\frac{1}{2}$.

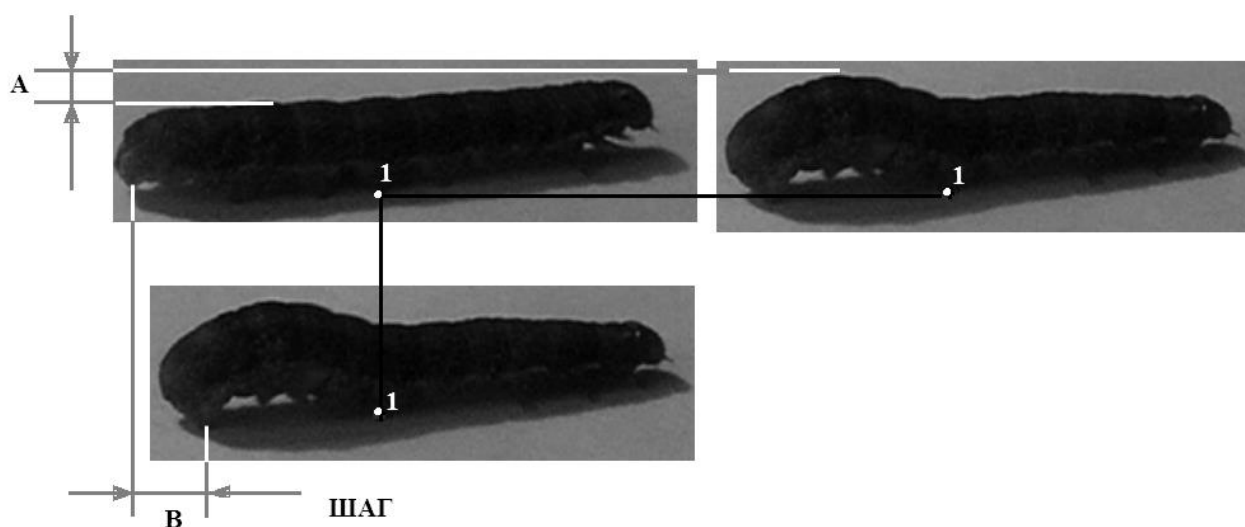


Рисунок 83 – Параметры локомоторной волны гусеницы; шаг (В)= $3 \pm 0,2$ мм; вертикальное смещение центра тяжести (А)= $1,4 \pm 0,2$ мм или шаг (В)= $4 \pm 0,2$ мм; А= $2 \pm 0,2$ мм

Несмотря на то, что функциональных блоков опор три, в локомоторном цикле гусеницы геометрический центр площади опоры имеет два крайних положения, относительно которых протекает прямой и обратный процесс циклического изменения формы. При этом, отношение величины

вертикального смещения тела гусеницы к величине горизонтального смещения центра третьего блока опор составляет $\frac{1}{2}$. Это означает, что, как и в случае движения гусеницы пяденицы, величина шага равна удвоенной величине смещения центра тяжести тела.

3.8.6. Педальная локомоция насекомых

Педальная локомоция насекомых довольно хорошо изучена. На основе биомеханических знаний в настоящее время педальная локомоция насекомых активно моделируется в робототехнике.

В рамках нашего исследования нас не будут интересовать тонкости биомеханических процессов и особенности их морфологической реализации, т.е. то, что представляет предмет классической биомеханики. Основной задачей видится выяснение общих принципов движения на основе анализа пространственной динамики центров тяжести и геометрических центров форм насекомых, находящихся в состоянии педальной локомоции.

3.8.6.1. Педальная локомоция на четырех опорах

В качестве примера пространственной динамики центра тяжести и геометрического центра дорсовентральной проекции рассмотрим педальную локомоцию насекомого на четырех опорах. Таким типом локомоции обладают бабочки семейства *Nymphalidae*. Характерной особенностью семейства является редукция первой пары конечностей, которая не используется при движении. С этим связана такая особенность нимфалид, как более высокое положение груди над плоскостью опоры, в сравнении с представителями других семейств, и своеобразная изогнутость бедра передней (морфологически средней) конечности (рис. 84). Данные морфологические особенности связаны с особенностями педальной локомоции на четырех опорах.

В естественных условиях бабочки семейства *Nymphalidae* редко прибегают к педальной локомоции. В эксперименте данный тип локомоции наблюдали после склеивания крыльев. Передвигающуюся по горизонтальной

поверхности бабочку снимали на видеокамеру в трех проекциях. После видеосъемки геометрические центры проекций определяли при помощи программы FormAnalyzer. Центр тяжести тела определяли путем вывешивания бабочки со сложенными крыльями на осях вращения. В эксперименте использовали имаго *Nymphalis antiopa* L. и *Inachis io* L.

Бабочки, двигаясь по горизонтальной поверхности, одновременно передвигают две конечности (рис. 85).

При этом, для сохранения необходимого равновесия бабочка раскачивается попеременно вправо-влево и вперед-назад, смещая центр тяжести. При данном типе локомоции наиболее эффективной балансировки тела можно добиться путем повышения центра тяжести над опорой. Бабочка достигает этого с помощью увеличения угла продольной оси тела относительно плоскости движения.

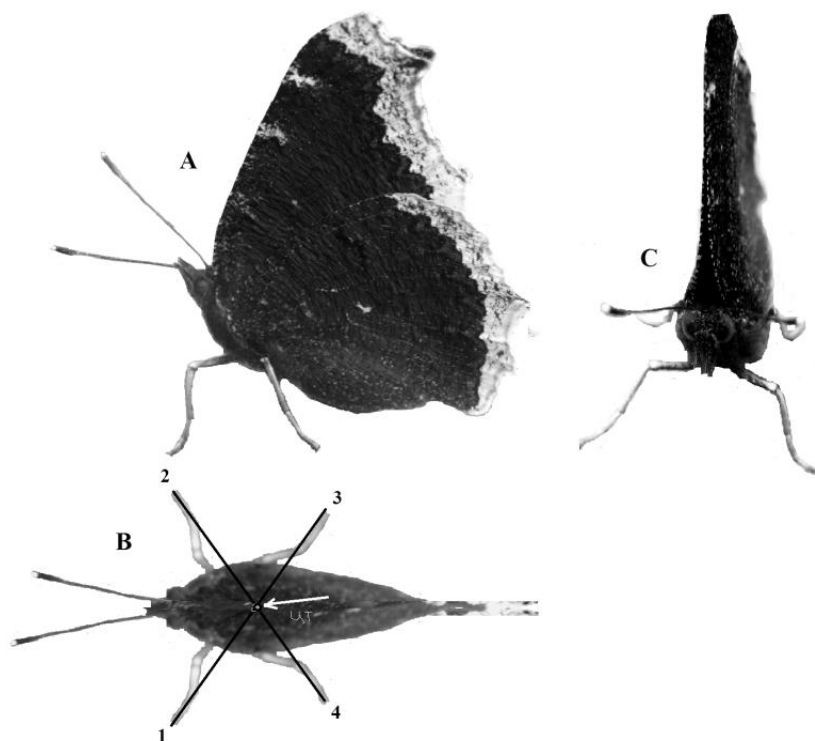


Рисунок 84 – Проекции *Nymphalis antiopa* L. (А-С) и положение центра тяжести тела относительно дорсовентральной проекции тела (В) и положения опор; 1-4 точки опор; стрелкой указана дорсовентральная проекция центра тяжести бабочки

Одной из важных особенностей pedalной локомоции насекомого на четырех опорах является характерная постановка точек опор. Точки опоры

расположены таким образом, чтобы проекция центра тяжести тела располагалась в точке пересечения прямых, проходящих через противоположные точки опор. При этом, как в состоянии покоя насекомого, так и при его движении расстояние между передними точками опор всегда больше чем расстояние между задними точками опор. Такое пространственное положение опор приводит к тому, что в состоянии покоя насекомого геометрический центр площади, ограниченной точками опор незначительно смещен вперед относительно проекции центра тяжести на эту плоскость (рис. 85).

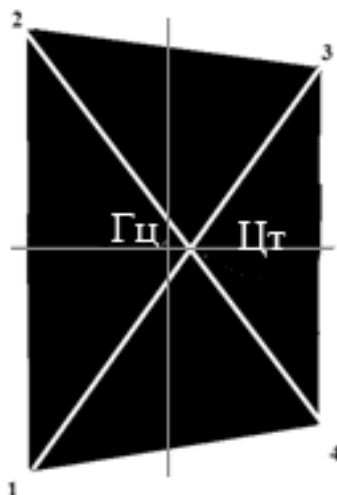


Рисунок 85 – Характерное смещение вперед геометрического центра ($\Gamma_{ц}$) площади опоры, ограниченной точками опор (1-4), относительно проекции центра тяжести ($\Pi_{г}$) на эту плоскость

При движении происходит одновременное диагональное перемещение опор. На одно и то же расстояние перемещаются опоры 1-3 или 2-4. В силу того, что расстояние между передними и задними опорами разное, при движении вперед опор, расположенных по диагонали, происходит смещение геометрического центра площади опоры также вперед по диагонали вправо или влево (рис. 86, рис. 87).

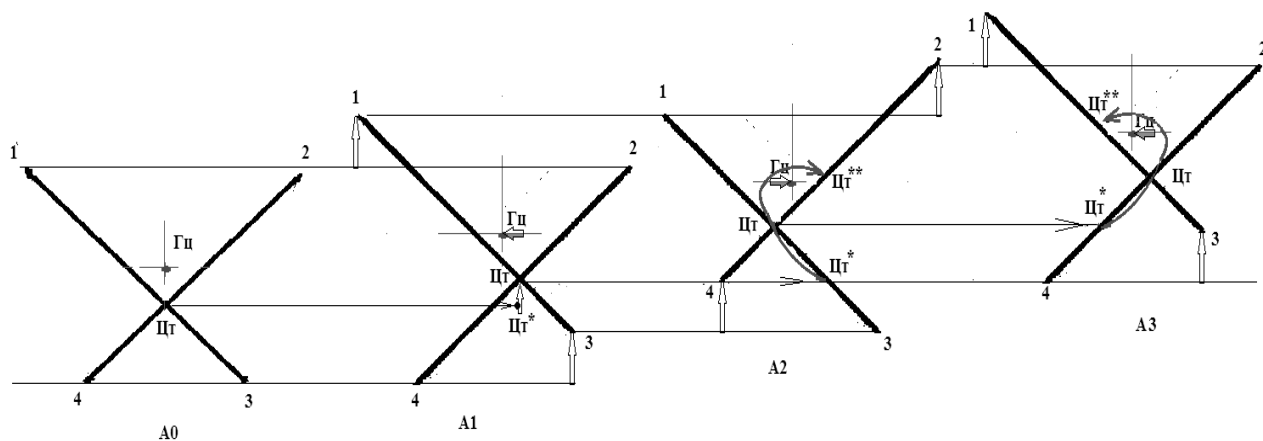


Рисунок 86 – Последовательность локомоторных актов *Nymphalis antiopa* L. при движении на четырех опорах (А0-А3); 1-4 – точки опоры; Гц – геометрический центр площади опоры; Цт – проекция центра тяжести на площадь опоры на момент локомоторного акта; Цт* – положение проекции Цт на момент предыдущего локомоторного акта; Цт** – положение проекции Цт на будущий локомоторный акт; стрелками показано смещение Гц и Цт в процессе локомоции

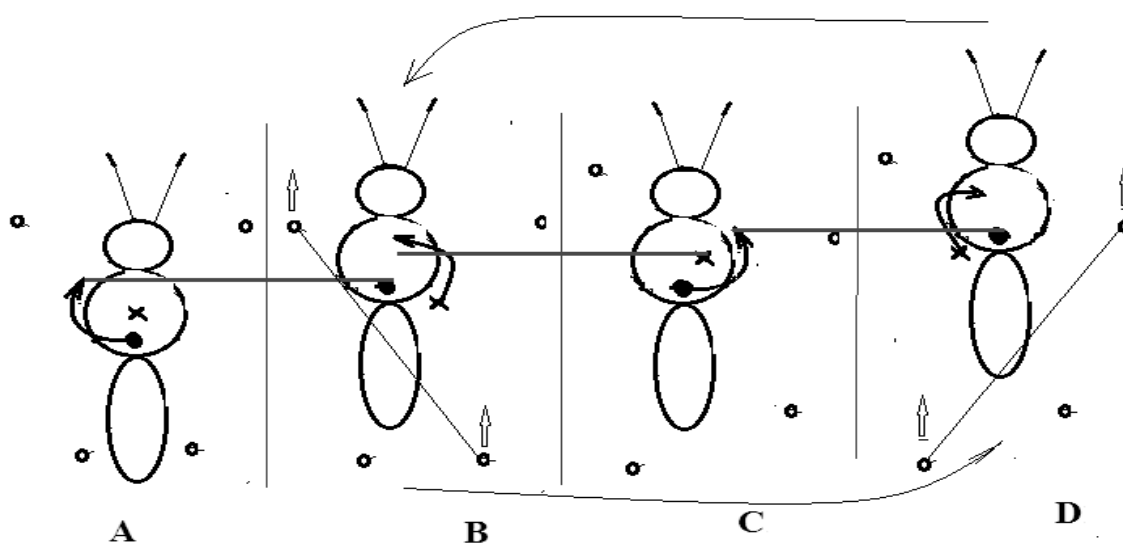


Рисунок 87 – Схема последовательности перемещения проекций центра тяжести (Цт) тела *Nymphalis antiopa* L. (обозначены точкой) и геометрических центров (Гц) площади опоры (обозначены крестиком) при локомоции на четырех опорах

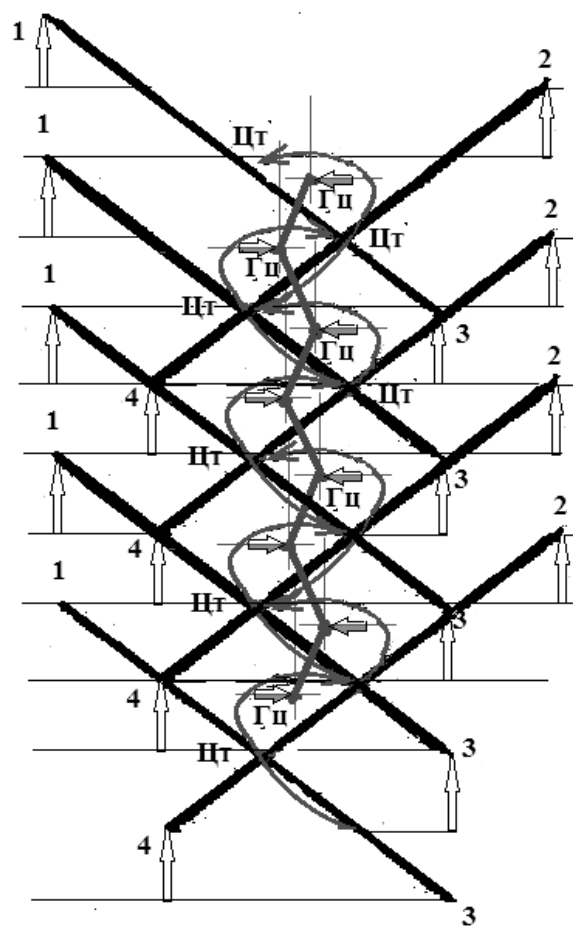


Рисунок 88 – Локомоторная схема движения насекомого на четырех опорах (обозначения те же, что и на рисунке 86)

На рисунке 88 видно наличие поперечного волнового движения проекций Цт и Гц относительно продольной оси движения.

Таким образом, при анализе пространственной динамики центра тяжести тела как имаго *Nymphalis antiopa* L., так и имаго *Inachis io* L. при pedalной локомоции на четырех опорах выявляется поперечная волна. Амплитуда и длина волны определяются смещением центра опоры в поперечном и продольном направлении при каждом локомоторном акте. При условии жесткого экзоскелета насекомого генерация локомоторной волны возможна только при диагональном перемещении центра опоры.

Локомоторная волна является поперечной и имеет амплитуду, как в вертикальной, так и в горизонтальной плоскости. Амплитуда локомоторной волны в горизонтальной плоскости значительно превышает амплитуду этой волны в вертикальной плоскости (рис. 89).

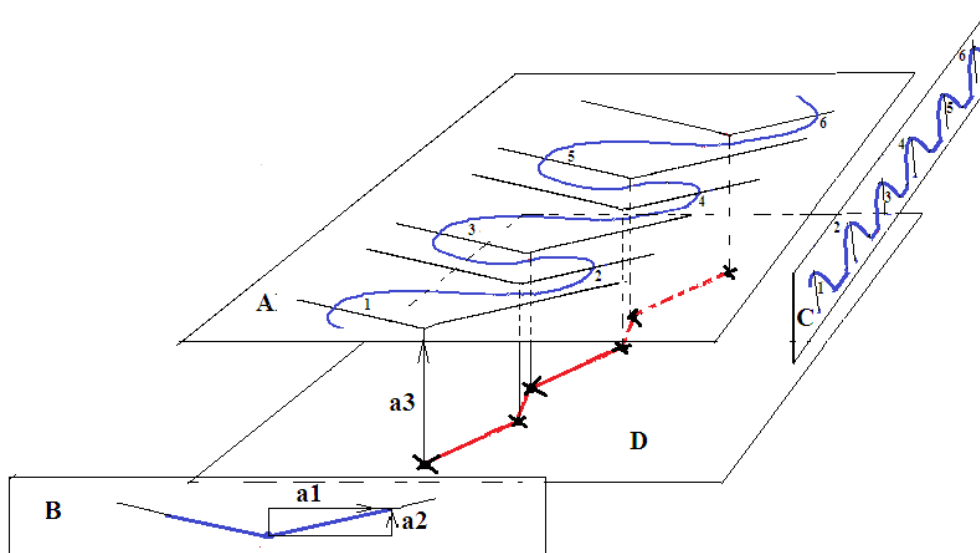


Рисунок 89 – Пространственная конфигурация локомоторной волны, генерируемой бабочкой *Nymphalis antiopa* L. при педальной локомоции на четырех опорах. А-С – вид локомоторной волны в плоскости; D – плоскость опоры (крестиками обозначены геометрические центры площадей опор в различные моменты педальной локомоции); a_1 – амплитуда движения центра тяжести тела в горизонтальной плоскости; a_2 – амплитуда движения центра тяжести тела в вертикально плоскости; a_3 – расстояние от плоскости опоры до центра тяжести тела; красной линией показано смещение точки центра площади опоры

При движении насекомого на четырех опорах имеется незначительный по времени момент, когда насекомое опирается одновременно только на две точки опоры 1, 3 или 2, 4. (рис. 86, 87). В этот момент насекомое не устойчиво. Неустойчивое состояние сопровождается одновременным смещением центра тяжести тела и геометрического центра. В соответствии с этим, до наступления момента неустойчивости (момента отрыва двух диагональных опор от субстрата) проекция центра тяжести находится позади геометрического центра площади опоры, а после переноса вперед и постановки на субстрат диагональных опор – впереди геометрического центра площади опоры.

Небольшое смещение вперед геометрического центра (Гц) площади опоры, ограниченной точками опор (1-4) относительно проекции центра тяжести (Цт) на эту плоскость, является неперенным условием диагональной педальной локомоции на четырех опорах (рис. 85). Существенным моментом также является невозможность такого типа локомоции на поверхностях, имеющих большой угол наклона. В этом случае вертикальное расположение

центра тяжести тела над геометрическим центром площади опоры становится невозможно, соответственно, не возможен и его перенос вперед.

Именно этим определяется невозможность pedalной локомоции на четырех опорах у богомолов. У богомолов, подстерегающих добычу и опирающихся при этом на четыре опоры, проекция центра тяжести на площадь опоры значительно смещена назад относительно геометрического центра площади опоры. Такая балансировка значительно увеличивает устойчивость насекомого во время атаки на добычу, но делает не возможным перенесение центра тяжести вперед и, следовательно, pedalную локомоцию на четырех опорах.

Движение на четырех опорах насекомого с жестким экзоскелетом, сопровождается маятниковыми движениями большой амплитуды, что значительно ограничивает частотные характеристики локомоторной волны и, соответственно, скорость движения насекомого. Кроме этого, при pedalной локомоции на четырех опорах большое значение имеет вектор силы тяжести, что значительно ограничивает угол наклона поверхности, по которой возможна локомоция.

Несмотря на то, что точек опор, используемых при pedalной локомоции, четыре, функционально они объединены в две пары, позволяющие смещать в крайние положения геометрический центр площади опоры. Таким образом, геометрический центр площади опоры (точка опоры) имеет два крайних положения, относительно которых протекает прямой и обратный процесс циклического изменения формы.

3.8.6.2. Движение насекомого на пяти опорах

Данный вид движения довольно экзотичен среди насекомых. Таким способом передвигаются некоторые представители семейства пенниц (*Aphrophridae*).

Характерной особенностью при данном виде pedalной локомоции является то, что насекомое передвигается при помощи двух передних пар конечностей. При этом лапки задней пары конечностей сведены вместе и во время движения насекомого скользят по поверхности субстрата. Таким образом, насекомое опирается на пять точек, одна из которых – задняя является точкой скользящей опоры (рис. 90).

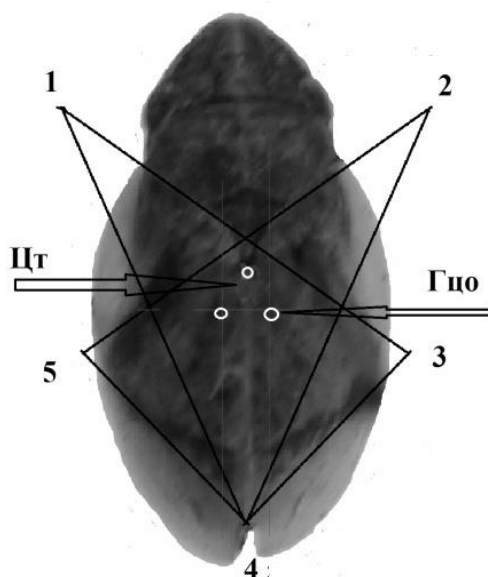


Рисунок 90 – Дорсовентральная проекция *Aphrophora sp.*; 1-5 точки опор; Цт – проекция центра тяжести; Гцг – геометрический центр площади опоры, ограниченной тремя точками опор 2, 4, 5

Нахождение положения центра тяжести тела путем вывешивания насекомого на осях вращения выявило его незначительное смещение вперед относительно геометрического центра дорсовентральной проекции тела. Если выразить величину смещения центров в долях от длины продольной оси, то расстояние от переднего края (головного конца) дорсовентральной проекции до центра тяжести составляет 47% длины оси проекции, а до геометрического центра – 52%. Такую же величину имеет смещение проекции центра тяжести тела на плоскость опоры относительно геометрического центра площади опоры, ограниченную пятью точками опор (рис. 91).

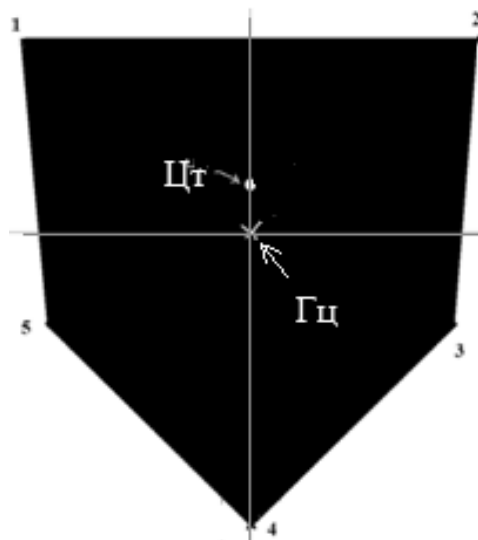


Рисунок 91 – Характерное смещение назад геометрического центра ($\Gamma_{\text{ц}}$) площади опоры, ограниченной пятью точками опор (1-5), относительно проекции центра тяжести (Цт) на эту плоскость

При движении на пяти опорах, насекомое одновременно переносит вперед диагональную пару опор, образованную передней и средней конечностями. После их фиксации на субстрате вторая диагональная пара переносится вперед при одновременном движении первой пары назад. При этом тело перемещается вперед относительно точек фиксации на субстрате первой диагональной пары конечностей, а задняя пара скользит по субстрату. При этом, длина шага составляет удвоенную величину расстояния между геометрическим центром площади опоры и проекцией центра тяжести на эту площадь (рис. 91, 92). Таким образом, при педальной локомоции насекомое всегда опирается на три точки опоры, которые образуют площадь опоры треугольной формы – опорный треугольник. Опорных треугольников два – правый и левый – в зависимости от направления смещения геометрического центра от оси движения (рис. 92).

При педальной локомоции на пяти опорах одна опора является скользящей, т.е. не фиксируется на поверхности субстрата при помощи коготков. Вместе с этим, при данном способе локомоции отсутствуют неустойчивые положения, как при локомоции на четырех опорах.

Особо нужно отметить попеременное изменение геометрии опорных треугольников. При смещении диагональной пары опор вперед изменяется

геометрия опорного треугольника, т.к. в этот момент скользящая опора остается на месте (фаза В и В1) (рис. 92). В другой момент (фаза С и С1) идет смещение центра тяжести тела вперед при одновременном восстановлении геометрии опорного треугольника за счет движения скользящей опоры. Т.е. во времени смещение центра тяжести тела не совпадает с перемещениями геометрических центров опорных треугольников. Скользящая опора делает практически невозможным поперечное горизонтальное колебание тела. Поперечное колебание тела компенсируется попеременным изменением геометрии правого и левого опорных треугольников. В связи с этим, при движении возможна только вертикальная поперечная волна центра тяжести тела. Одновременно происходит поперечное волновое движение геометрического центра площади опоры. Длина обеих волн равна длине шага или удвоенному расстоянию между геометрическим центром площади опоры и проекцией центра тяжести на эту плоскость (рис. 92, 93). Это полностью соответствует модели движения форм (рис. 70).

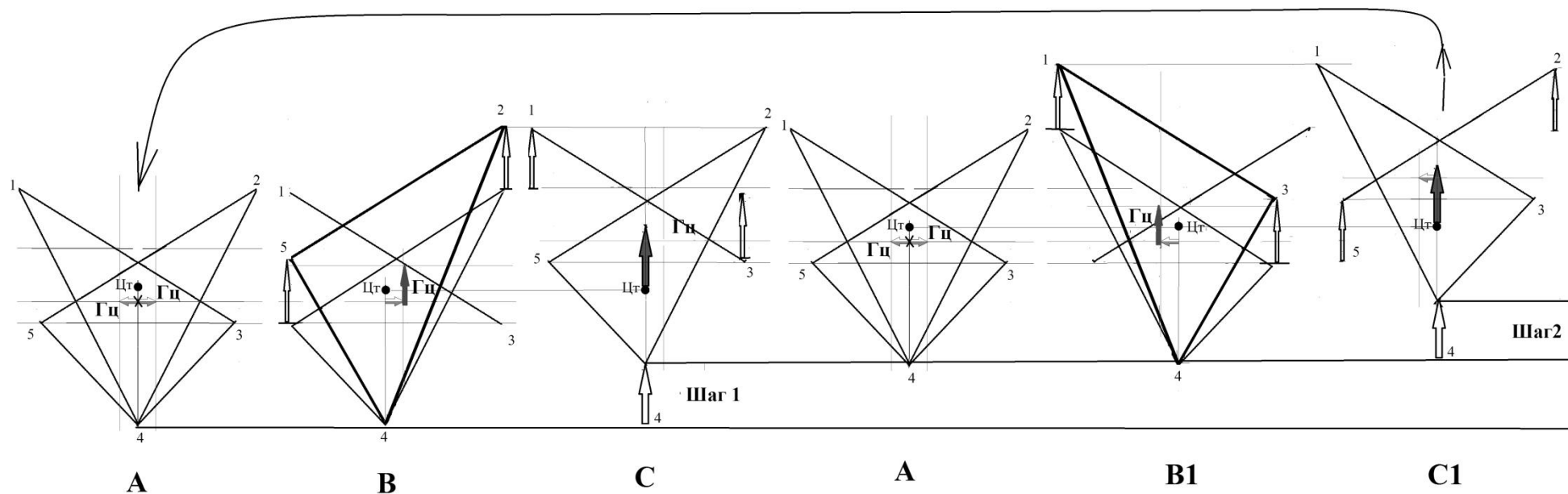


Рисунок 92 – Схема движения *Aphrophora sp.* на пяти опорах; 1-5 – точки опор; 2-3 – первая диагональная пара конечностей; 1-2 – вторая диагональная пара конечностей; 4 – опора скольжения задней пары конечностей; Цт – проекция центра тяжести тела на плоскость опоры; Гц – геометрические центры площади опор (опорных треугольников), ограниченные точками опор 1, 3, 4 (левый опорный треугольник) и точками опор 2, 4, 5 (правый опорный треугольник); А – начальная фаза движения; В – фаза изменения геометрии правого опорного треугольника; С – фаза смещения центра тяжести тела и восстановления геометрии правого опорного треугольника; В1 – фаза изменения геометрии левого опорного треугольника; С1 – фаза смещения центра тяжести тела и восстановления геометрии левого опорного треугольника; крестиком отмечен Гц площади опоры, ограниченной пятью точками опор

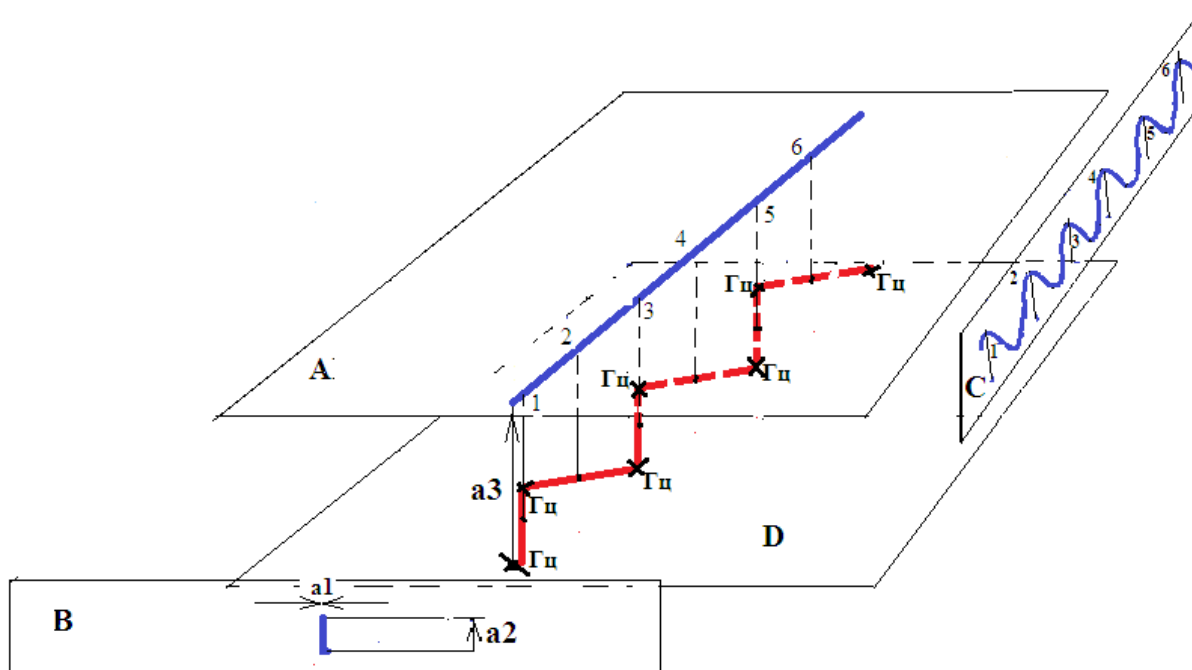


Рисунок 93 – Пространственная конфигурация локомоторной волны, генерируемой пенницей *Aphrophora sp.* при педальной локомоции на пяти опорах; А, В, С – вид локомоторной волны в плоскости; D – плоскость опоры (крестиками обозначены геометрические центры площадей опор в различные моменты педальной локомоции); a_1 – амплитуда движения центра тяжести тела в горизонтальной плоскости; a_2 – амплитуда движения центра тяжести тела в вертикальной плоскости; a_3 – расстояние от плоскости опоры до центра тяжести тела; красной линией показано смещение точки центра площадей опорных треугольников

Несмотря на то, что точек опор, используемых при педальной локомоции, пять, функционально они объединены в два опорных треугольника, позволяющих смещать в крайние положения геометрический центр площади опоры. Таким образом, точка опоры имеет два крайних положения, относительно которых протекает прямой и обратный процесс циклического изменения формы.

3.8.6.3. Движение насекомого на шести опорах

Педальная локомоция на шести опорах реализуется подавляющим большинством насекомых. Несмотря на громадное число вариантов конкретных морфологических реализаций данного вида локомоции, имеются всего два варианта балансировки тела насекомого при этом.

Первый вариант pedalной локомоции на шести опорах состоит в том, что насекомое одновременно перемещает и центр тяжести тела, и геометрический центр одного из опорных треугольников (рис. 94). При этом происходит движение центра тяжести по дуге относительно одного из геометрических центров опорных треугольников.

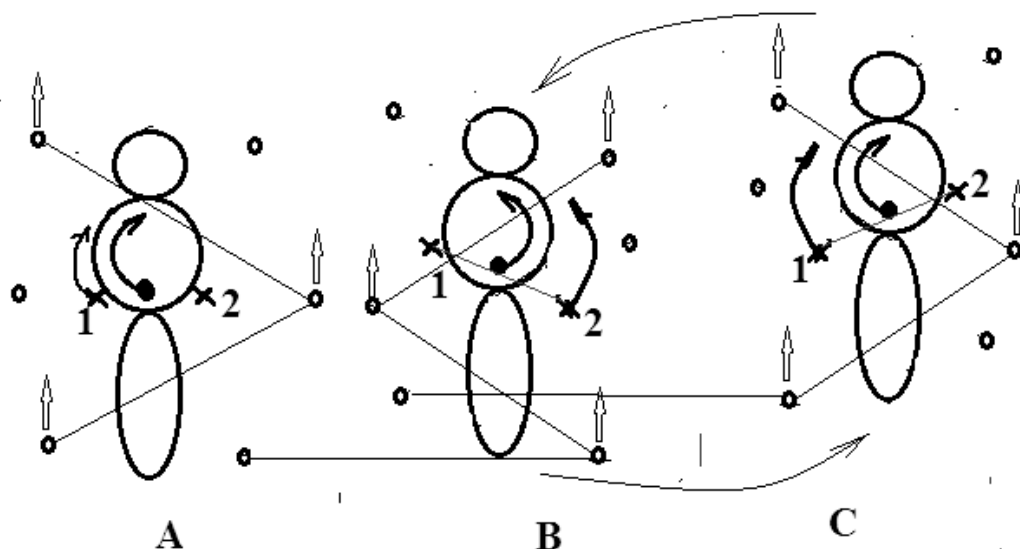


Рисунок 94 – Схема первого варианта pedalной локомоции насекомого на шести опорах; А – начальная фаза движения насекомого; В – первая фаза движения насекомого; С – вторая фаза движения насекомого; 1 – геометрический центр левого опорного треугольника; 2 – геометрический центр правого опорного треугольника; закрашенной точкой отмечена проекция центра тяжести тела; кружками обозначены точки опор

В локомоторном цикле первого варианта движения на шести опорах выделяются три фазы. Начальная фаза движения (рис. 94 А) соответствует отрезку времени с момента, когда насекомое находится в покое и начинает свое движение. Это момент отрыва опор, составляющих левый (или правый) опорный треугольник. Начальная фаза движения оканчивается в момент фиксации опор опорного треугольника на субстрате. Первая фаза движения насекомого начинается с момента отрыва опор, составляющих опорный треугольник, геометрический центр которого находится сзади (рис. 94 В). При этом, опоры одного треугольника переносятся вперед. Заканчивается фаза в момент фиксации опор. В течение всего переноса опор проекция центра тяжести тела находится на одной линии с геометрическими центрами левого и правого опорных треугольников. Вторая фаза зеркально симметрична первой

фазе (рис. 93 С). При циклическом чередовании первой и второй фаз движения генерируется локомоторная волна, пространственная конфигурация которой отражена на рисунке 95.

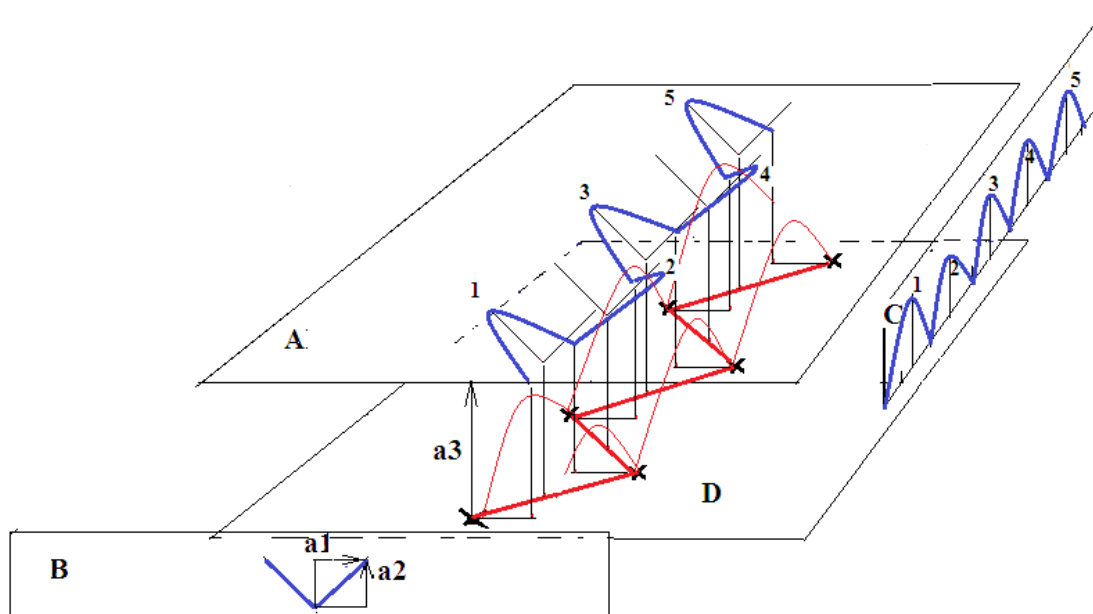


Рисунок 95 – Пространственная конфигурация локомоторной волны, генерируемой насекомым при pedalной локомоции на шести опорах при одновременном перемещении центра тяжести тела и геометрического центра одного из опорных треугольников; А, В, С – вид локомоторной волны в плоскости; D – плоскость опоры (крестиками обозначены геометрические центры опорных треугольников в различные моменты pedalной локомоции); a_1 – амплитуда движения центра тяжести тела в горизонтальной плоскости; a_2 – амплитуда движения центра тяжести тела в вертикальной плоскости; a_3 – расстояние от плоскости опоры до центра тяжести тела; красной линией показано смещение точки центра площадей опорных треугольников

Данный вариант локомоции похож на механизм движения бабочек на четырех опорах. Как в том, так и в другом случае перенос опор сопряжен с переносом центра тяжести тела. Кроме количества задействованных при локомоции опор в случае движения на шести опорах отсутствует момент неустойчивости. Насекомое всегда опирается минимум на три опоры. В связи с этим исчезает продольная качка центра тяжести. Однако сохраняется поперечная волна центра тяжести тела в горизонтальной плоскости (рис. 95 a1). Благодаря этому при движении тело насекомого незначительно «рыскает» как в горизонтальной, так и вертикальной плоскостях. Обычно данный вариант pedalной локомоции используют насекомые, активно бегающие по горизонтальным поверхностям (например, жесткокрылые-герпетобионты).

Сопряжение во времени переноса геометрического центра и центра тяжести значительно сокращает число фаз локомоторного цикла, что, в свою очередь, позволяет значительно увеличить частотные характеристики локомоторной волны и, следовательно, увеличить скорость бега. Кроме этого, вертикальная амплитуда центра тяжести позволяет эффективно использовать силы тяжести для увеличения кинетической энергии бега.

Однако при движении по плоскостям с большими углами наклона (более 45°), по вертикальным плоскостям или плоскостям, имеющим отрицательный угол наклона, данные преимущества обращаются в свою противоположность.

На рисунке 96 показаны два последовательных кадра движения уховертки. Обращают на себя внимание два факта. Первый факт связан с тем, что опорные треугольники приближаются к равностороннему треугольнику. Второй факт связан с тем, что расстояние от продольной оси тела, на которой находится центр тяжести, до геометрического центра опорного треугольника и длина шага, определяемая по смещению тела, соотносятся как 1:2.

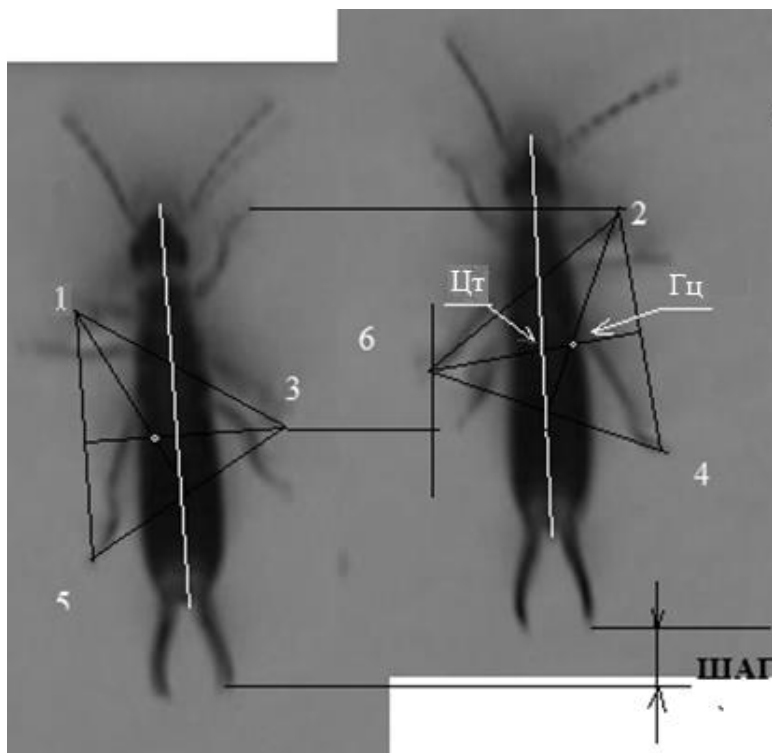


Рисунок 96 – Форма и положение опорных треугольников уховертки; 1, 3, 5 – левый опорный треугольник; 2, 4, 6 – правый опорный треугольник; Цт – положение проекции центра тяжести тела на продольной оси; Гц – геометрический центр правого опорного треугольника; длина шага определяется по смещению тела и равна удвоенному расстоянию смещения Гц от продольной оси

Второй вариант pedalной локомоции на шести опорах состоит в том, что насекомое перемещает и центр тяжести тела, и геометрический центр одного из опорных треугольников неодновременно, т.е. в разные фазы движения. Всего выделяется шесть локомоторных фаз (рис. 97), одна из которых начальная. Начальная фаза движения (рис. 97 А) характеризуется симметричным расположением опор и нахождением геометрических центров опорных треугольников и проекции центра тяжести на плоскость опоры на одной прямой. Начальная фаза заканчивается моментом отрыва от субстрата опор одного из опорных треугольников. Во время первой фазы движения (рис. 97 В) происходит смещение геометрического центра левого опорного треугольника. При этом насекомое опирается на точки опор правого опорного треугольника, а центр тяжести тела остается не подвижным. Заканчивается первая фаза фиксацией на субстрате опор левого опорного треугольника. Во время второй фазы движения происходит перемещение вперед центра тяжести тела. Перемещение центра тяжести происходит в тот момент, когда все точки опор зафиксированы на субстрате (рис. 97 С). Заканчивается вторая фаза движения в момент отрыва от субстрата опор правого опорного треугольника. Третья фаза движения (рис. 97 D) соответствует времени переноса геометрического центра правого опорного треугольника и заканчивается фиксацией на субстрате опор правого опорного треугольника. Четвертая фаза (рис. 97 F) симметрична второй фазе (С), пятая фаза движения (рис. 97 J) симметрична третьей (D).

Циклическое повторение указанных фаз движения составляет локомоторный цикл второго варианта pedalной локомоции на шести опорах. Существенным моментом данного вида локомоции является то, что перенос центра тяжести тела происходит в момент диагональной фиксации опорных треугольников. Т.е. перенос центра тяжести должен осуществляться одновременно относительно двух геометрических центров.

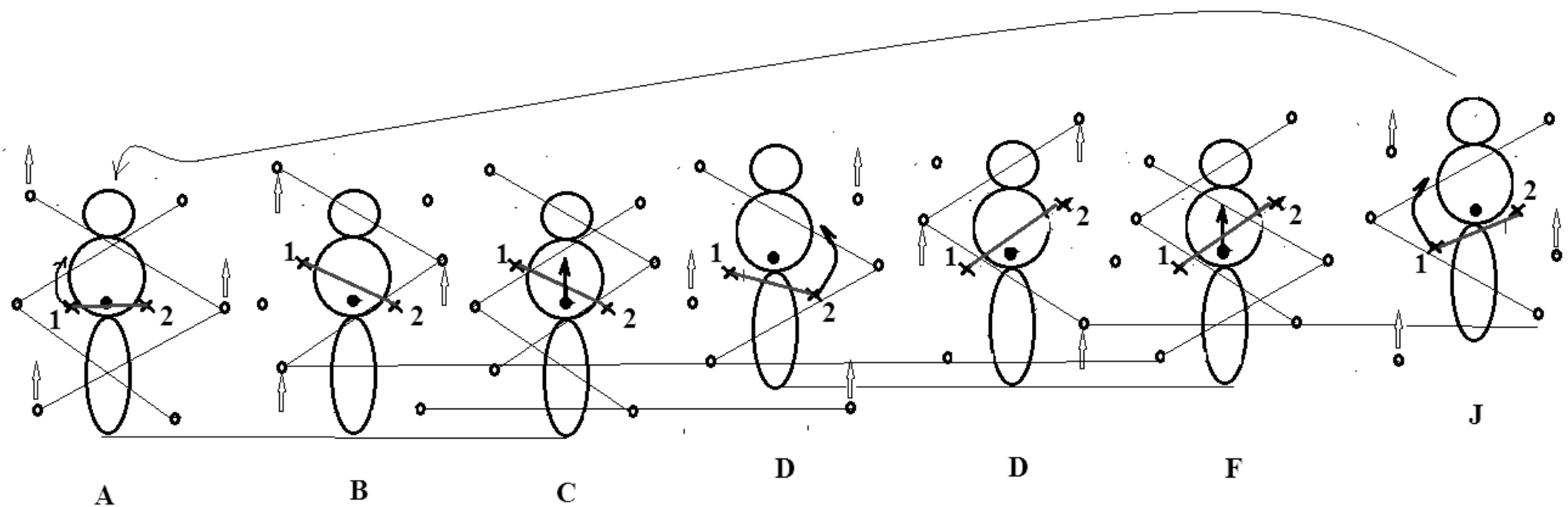


Рисунок 97 – Схема второго варианта pedalной локомоции насекомого на шести опорах; А-Ж – фазы движения насекомого; 1 – геометрический центр левого опорного треугольника; 2 – геометрический центр правого опорного треугольника; точкой отмечена проекция центра тяжести тела; белыми кружками обозначены точки опор

Ясно, что волновое движение центра тяжести тела предполагающее круговое движения на отдельном участке траектории вокруг центра опоры, не может осуществляется одновременно относительно двух центров опорных треугольников. В противном случае центр тяжести тела должен совершать вращательное движение вокруг оси вращения, которая находится под углом к оси движения насекомого и проходит через центры опорных треугольников. В этом случае тело насекомого должно было бы совершать вертикальные и диагональные колебания при движении по ровному субстрату. Однако подобного движения не наблюдается.

Вместо этого происходит прямолинейный перенос центра тяжести тела относительно двух центров опорных треугольников благодаря изменениям длин всех опор. Этот процесс осуществляется за счет соответствующих поворотов тазиков, бедер, вертлугов, голеней и даже нефиксированных на субстрате члеников базальной части лапки насекомого. Т.е. волновое движение центра тяжести насекомого, которое наблюдается при выше описанных способах локомоции, в данном случае заменяется механической волной изменения форм (длин) конечностей. При этом, движение насекомого осуществляется только за счет волнового движения геометрических центров опорных треугольников (рис. 98).

Данный вариант локомоции имеет значительные преимущества в обеспечении устойчивости насекомого в сравнении с другими вариантами. Возможность смещения центра тяжести тела при фиксации всех точек опор позволяет насекомому удерживаться во время движения на поверхностях с любыми углами наклона. Так же, как вариант данного вида локомоции, возможно не только разделение во времени смещения центра тяжести тела и геометрического центра опорного треугольника, но и раздельное перемещение отдельных опор. При этом, фаза смещения опорного треугольника разбивается на три или две фазы, соответствующие фазам перемещения отдельных опор опорного треугольника (рис. 99).

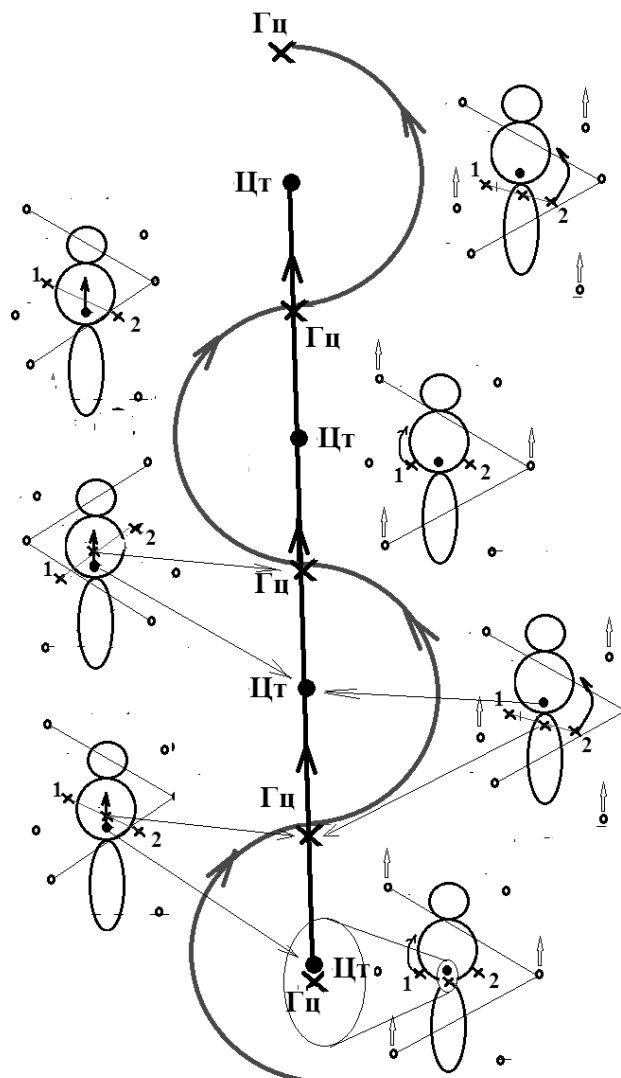


Рисунок 98 – Схема изменения положений геометрического центра опор (Гц) и центра тяжести тела (Цг) при локомоции на шести опорах; 1, 2 – геометрические центры левого и правого опорных треугольников



Рисунок 99 – Смещение одной опоры и смещение проекции центра тяжести тела (обозначен крестиком) при фиксации на стекле пяти опор; А – начальное положение опоры; В – конечное положение опоры; С – начальное положение проекции центра тяжести

Так как перенос центра тяжести тела насекомого осуществляется при фиксации на субстрате всех опор прямолинейно, то можно предполагать отсутствие механизма использования силы тяжести для увеличения кинетической энергии движения. При использовании данного варианта

движения направление силы тяжести безразлично. Благодаря этому насекомое получает возможность успешно передвигаться по любым поверхностям независимо от их пространственной ориентации. В данном случае локомоторная волна генерируется за счет изменения пространственной конфигурации постановки конечностей. В соответствии с этим, масса тела не является источником кинетической энергии для движения, но является своеобразным инерционным тормозом, препятствующим значительному увеличению частотных характеристик локомоторной волны. С другой стороны, инерционные свойства тела позволяют использовать его в качестве балансира такой экологической группе хортобионтов, как «перешагиватели» (Лагунов, 2003).

Определение положения центра тяжести тела шершня путем вывешивания на осях вращения в проекционном аппарате (рис. 100) и определение относительно него положения геометрического центра опорного треугольника (рис. 101) показало, что расстояние между указанными центрами соотносится с длиной шага как 1:2.

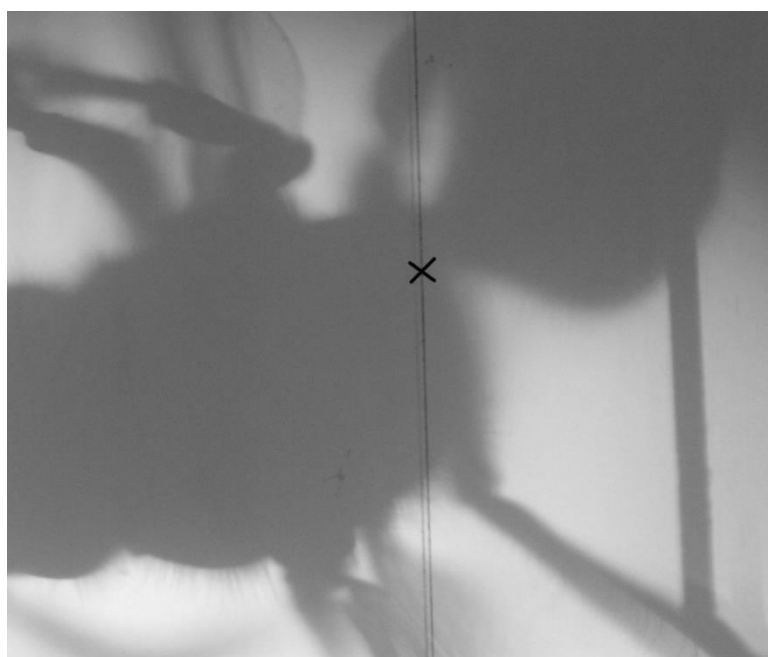


Рисунок 100 – Положение центра тяжести тела (отмечено крестиком) определено путем вывешивания насекомого на осях вращения в проекционном аппарате

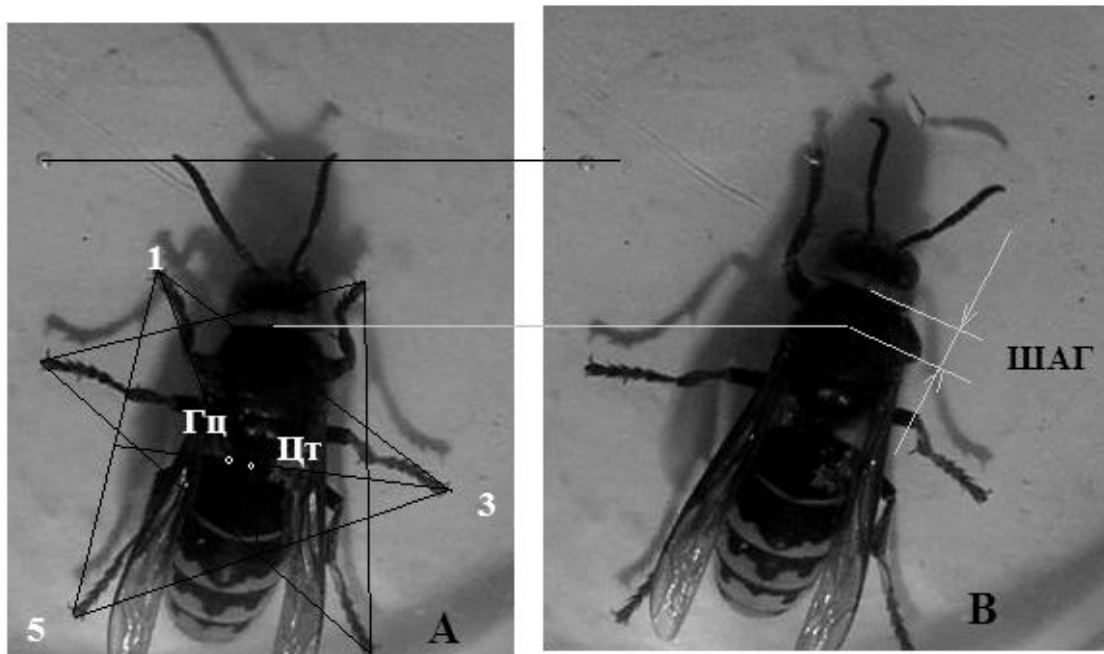


Рисунок 101 – Расстояние между проекцией центра тяжести тела (Цт) и геометрическим центром (Гц) левого опорного треугольника составляет $1,42 \pm 0,2$ мм; длина шага шершня равна $2,86 \pm 0,2$ мм

Несмотря на то, что точек опор, используемых при педальной локомоции в первом и втором вариантах, шесть, они функционально объединены в два опорных треугольника. Таким образом, точка опоры имеет два крайних положения, относительно которых протекает прямой и обратный процесс циклического изменения формы.

3.9. Общие свойства локомоторной волны

При анализе локомоции организмов с использованием различного числа опор можно выделить главные свойства локомоторной волны:

1. При движении вдоль плоскости раздела сред колебания геометрического центра площади опоры и центра тяжести тела происходят во взаимно перпендикулярных плоскостях;
2. Колебания центра тяжести и геометрического центра в одной плоскости возможны в случае, когда одна из волн продольная, а другая поперечная. Кроме этого, в связи с разной природой указанных центров возможна ситуация их колебания в одной плоскости. Так как сила тяжести имеет однонаправленный

вектор, то колебания в одной плоскости возможны в случае реализации колебаний геометрического центра в вертикальной плоскости;

3. При любом варианте локомоторной волны с необходимостью выполняется условие смещения центра тяжести и геометрического центра по двум координатам;

4. В локомоторном цикле обязательно чередование форм пространственно стабилизированного и пространственно не стабилизированного типов;

5. В состоянии пространственно стабилизированной формы (состояние С на схеме циклического движения форм (рис. 70)) происходит фазовый поворот на 180° ;

6. Фазовый поворот в процессе циклического изменения формы определяет возможность возвращения геометрической формы в исходное состояние при изменении динамической формы. Изменением динамической формы, по сути, является пространственная переориентация формы;

7. Фиксация меняющейся формы в пространстве и времени в виде опорной точки задает начальную точку вектора движения;

8. Минимальным углом поворота при фазовом вращении формы является угол в 180° . Минимальным количеством точек, определяющим вектор движения, служат две точки, которые являются геометрическими центрами площадей опор. В связи с этим, количество точек опор при движении может быть любым, но в локомоторном цикле обязательно распределение точек опор таким образом, чтобы они ограничивали две площади опоры;

9. Следствием последовательной реализации фазового вращении динамической формы и чередования при этом двух геометрических центров опор является генерация поперечной локомоторной волны;

10. Длина волны равна длине шага. Длина волны определяется как удвоенная величина расхождения геометрического центра (или центра опоры) и центра тяжести тела. Причиной удвоения величины является фазовый поворот на 180° . Следовательно, длина локомоторной волны должна быть всегда равна $2A_{sv}$ или кратной $2A_{sv}$;

11. Локомоторная волна является следствием кругового движения, (цикла) реализуемого формой. Несмотря на необозримое многообразие форм организмов и значительное разнообразие способов локомоции, и форма организма, и его локомоция являются производной от шара. По сути, значение Asv является радиусом, а $2Asv$ диаметром кругового движения, совершаемого формой. Принимая во внимание тот факт, что Asv является мерой динамической асимметрии формы, определяемой как несовпадение симметричных преобразований относительно центра тяжести и геометрического центра, то движение насекомого есть следствие явления сохранения симметрии;

12. Возможные варианты локомоторной волны лежат в диапазоне волн, рождаемых при двух крайних вариантах кругового движения. Первый вариант – вращение вокруг центра тяжести по типу «сбалансированное колесо», второй – вращение вокруг геометрического центра. В реальном природном процессе круговое движение осуществляется относительно центра вращения, образующегося как взаимодействие симметричных преобразований относительно центра тяжести и геометрического центра (рис. 102).

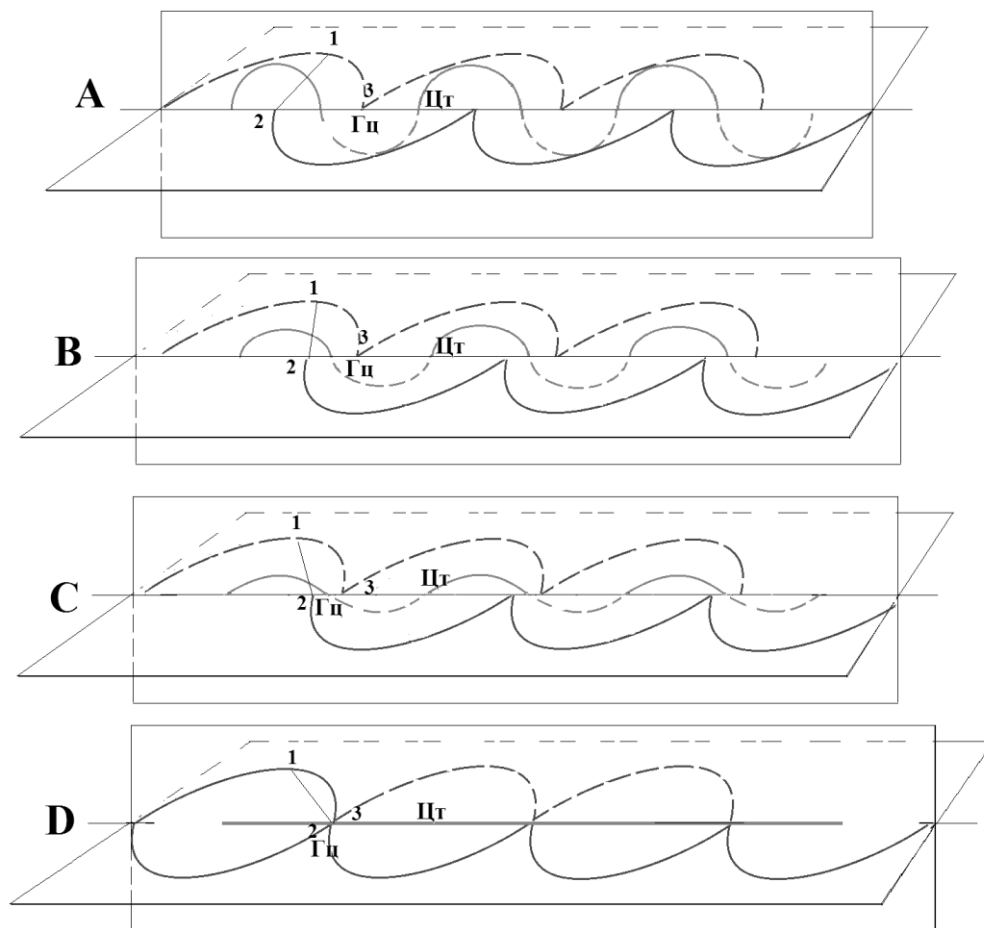


Рисунок 102 – Многообразие возможных вариантов локомоторной волны; А – вращение вокруг геометрического центра (Гц); D – вращение вокруг центра тяжести (Цг) «сбалансированное колесо»; В и С – промежуточные варианты, когда центрами вращения не являются центр тяжести или геометрический центр; точки 1, 2, 3 – метки, позволяющие проследить изменения (фазовый сдвиг) при различных вариантах локомоторной волны

3.10. Прыжок беспозвоночного с жестким экзоскелетом

Основное отличие прыжка от других видов локомоции – отсутствие цикла. Даже несколько повторяющихся друг за другом прыжков не есть, в полном понимании, локомоторный цикл. Прыжку всегда предшествует подготовительный этап, при котором происходит определенная ориентация формы организма в пространстве. Предпрыжковая подготовка формы, как правило, сопровождается разворотом организма и определенной постановкой конечностей. Предпрыжковая подготовка формы состоит в том, чтобы она была определенным образом ориентирована относительно вектора силы тяжести, наклона поверхности, от которой должно произойти отталкивание, и многих других факторов, способных повлиять на траекторию полета формы в прыжке (например, ветер).

Другой особенностью «настоящего» прыжка является отсутствия фаз активного полета. Прыжок саранчового, который на определенных этапах сочетается с работой крыльев, меняющих траекторию полета, не может рассматриваться только как прыжок. В данном случае имеет место совмещенное использование прыжка и полета.

То же самое можно сказать и о беге. Бег предполагает сочетание локомоторной волны с фазой полета. Бег прыжками (заяц, тушканчик, яйцо птицы и др.) есть совместное использование прыжка и локомоторной волны, которая предполагает наличие цикла и зависимость последующего локомоторного акта от предыдущего. В беге прыжками предпрыжковой подготовкой формы является устойчивая локомоторная волна. В соответствии с этим, в беге каждый последующий прыжок значительно определяется предыдущим.

В «настоящем» прыжке ни один из его параметров не определяется предыдущим прыжком. В соответствии с этим, отсутствует цикл и определяемая циклом предсказуемость параметров прыжка. Отсутствие в прыжке цикла приводит к формированию комплекса специфических адаптаций организма, использующего данный вид локомоции.

В связи со спецификой данного исследования нас, прежде всего, интересует комплекс адаптаций, связанных с особенностями динамической формы прыгающих беспозвоночных. Эти особенности определяются системой гравитационного взаимодействия и связаны с положением центра тяжести, а также с особенностями геометрии тела. Геометрия тела, в свою очередь, связана с особенностями негравитационного взаимодействия – с внешней средой.

В прыжке возможно выделения трех фаз: фаза предпрыжковой подготовки, фаза отталкивания животного от субстрата, а также фаза полета. Первая фаза предполагает ориентацию формы относительно вектора силы тяжести. Вторая фаза прыжка имеет полевую начальную скорость и значительное ускорение при прочном контакте с субстратом. Третья фаза,

наоборот, имеет максимальную начальную скорость, незначительное ускорение, определяемое сопротивлением воздуха (торможение), и взаимодействие с воздушным потоком. В соответствии с этими, фазами задействованы и различные механизмы взаимодействия геометрической и динамической форм.

3.10.1. Фаза предпрыжковой подготовки

В связи с тем, что в классических биомеханических исследованиях акцент в исследовании делается на механику движения, фаза предпрыжковой подготовки, обычно, не рассматривается, так как многообразна в своем проявлении и не сопровождается быстрыми и сложными движениями. Вместе с этим, данная фаза предполагает определенную ориентацию тела животного относительно вектора силы тяжести. Именно на этой фазе задаются все параметры будущего полета насекомого. Фаза предпрыжковой подготовки выполняет функцию «прицеливания» в соответствии с этим, важна как для понимания процесса прыжка, так и для его реализации.

На рисунке 103 показана блоха в состоянии, непосредственно предшествующему прыжку. В процессе подготовки к прыжку блоха ориентирует свое тело таким образом, чтобы наклон продольной оси тела, на которой расположен центр тяжести, приближался к углу в диапазоне 40° - 45° к вектору силы тяжести. Такое положение тела блохи обусловлено тем, что оно относительно короткое. Т.к. центр тяжести тела блохи смещен значительно назад относительно точек причленения конечностей (на переднее-, средне- и заднегрудь), то точки отталкивания максимально приближены к заднему концу тела. Центральное положение центра тяжести на продольной оси тела и короткое тело, вероятно, можно рассматривать как приспособление к перемещению в густом волосяном покрове хозяина блохи. Такое положение центра тяжести тела при расположении геометрического центра тела под центром его тяжести (рис. 104) позволяет легко вращаться телу блохи вокруг

вертикальной (главной) оси вращения. Это важно при перемещении в волосяном покрове хозяина.

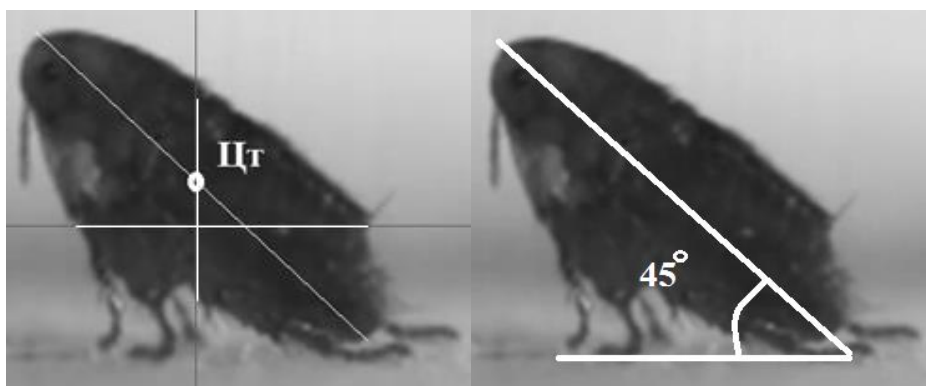


Рисунок 103 – Блоха в состоянии предпрыжковой подготовки (пояснения в тексте) (кадры из видеофрагмента, размещенного на <http://www.youtube.com>)

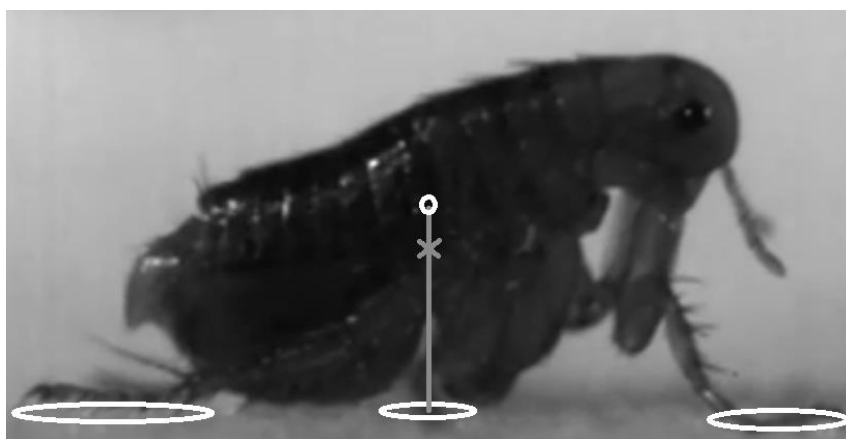


Рисунок 104 – Положение центра тяжести (отмечен кружком), геометрического центра (отмечен крестиком) и положения площадей опор (отмечены овалами) блохи в состоянии покоя

Положение тела других прыгающих беспозвоночных (тараканы, кузнечики, саранчовые, цикадки, пауки семейства *Saltycidae*, ногохвостки), имеющих удлиненное тело в состоянии предпрыжковой подготовки, имеет угол наклона продольной оси тела, значительно отличающийся от 45° к вектору силы тяжести. Связано это с тем, что центр тяжести таких беспозвоночных смещен вперед. Положение центра тяжести указанных групп беспозвоночных обычно лежит вблизи точек причленения толчковой пары (или пар у пауков) конечностей, а иногда, и впереди точек причленения (как у пенниц). Геометрический центр тела, напротив, смещен к заднему концу тела (рис. 107).

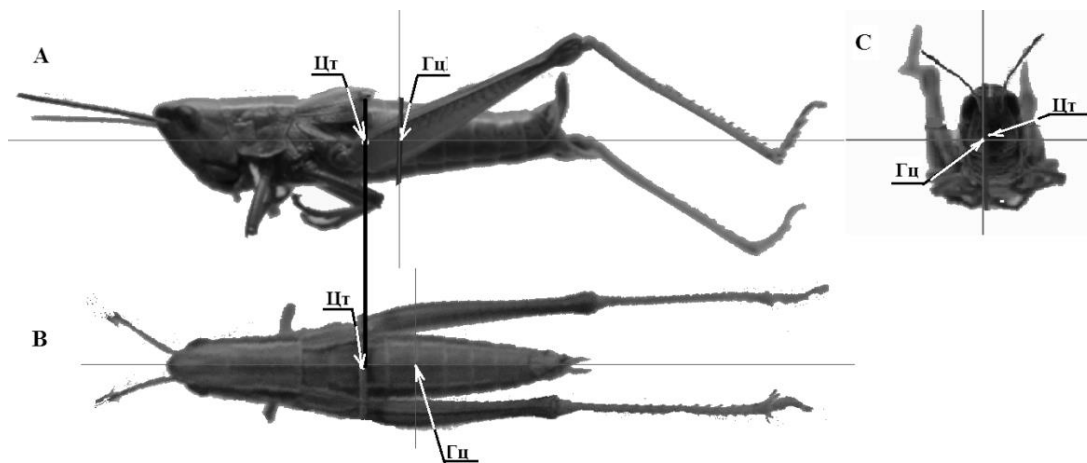


Рисунок 105 – Положение проекций центра тяжести тела (Цт) и геометрического центра (Гц) саранчового; А, В, С – латеральная, дорсальная и фронтальная проекции насекомого, соответственно

Формы, обладающие подобным взаимоположением центра тяжести тела и геометрическими центрами проекции, относятся к пространственно не стабилизированным формам второго типа (раздел 3.8.9.).

Для прыгающих насекомых, относящихся ко второму нестабилизированному типу, характерна предпрыжковая подготовка, характеризующаяся определенной постановкой точек опор (рис. 106)

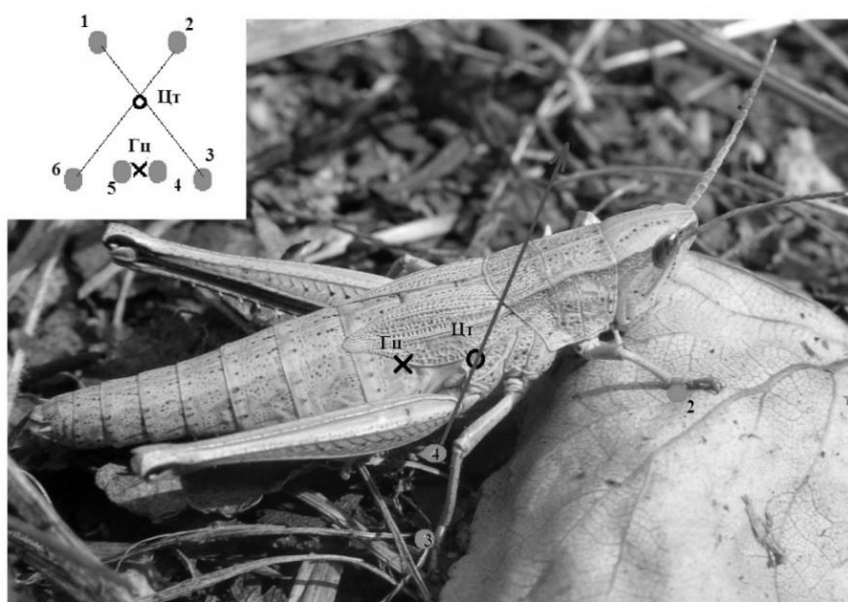


Рисунок 106 – Характерная постановка опор при предпрыжковой подготовке саранчового; Гц – геометрический центр проекции; Цт – центр тяжести тела

Таким образом, предпрыжковая подготовка характеризуется такой ориентацией формы, при которой геометрический центр площади толчковой опоры и центр тяжести тела лежат на прямой, составляющей с вектором силы

тяжести угол 40° - 45° (рис. 107). Этим достигается максимально возможная дальность прыжка. В случае если животное использует прыжок на определенную цель, то ориентация формы перед прыжком проводится с поправкой на цель.

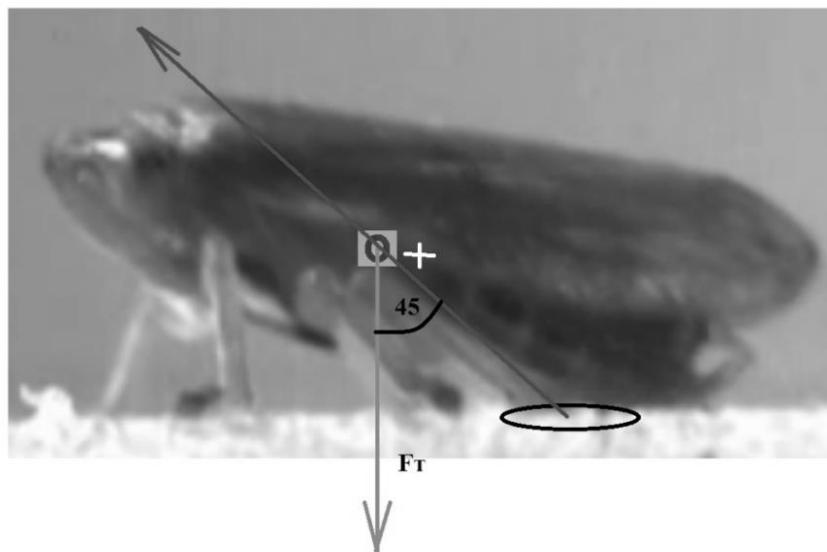


Рисунок 107 – Расположение центра площади прыжковой опоры (обозначена овалом) относительно вектора силы тяжести (F_T); стрелка, направленная вверх, указывает направление толчка; крестиком обозначен геометрический центр проекции; кружком обозначен центр тяжести тела

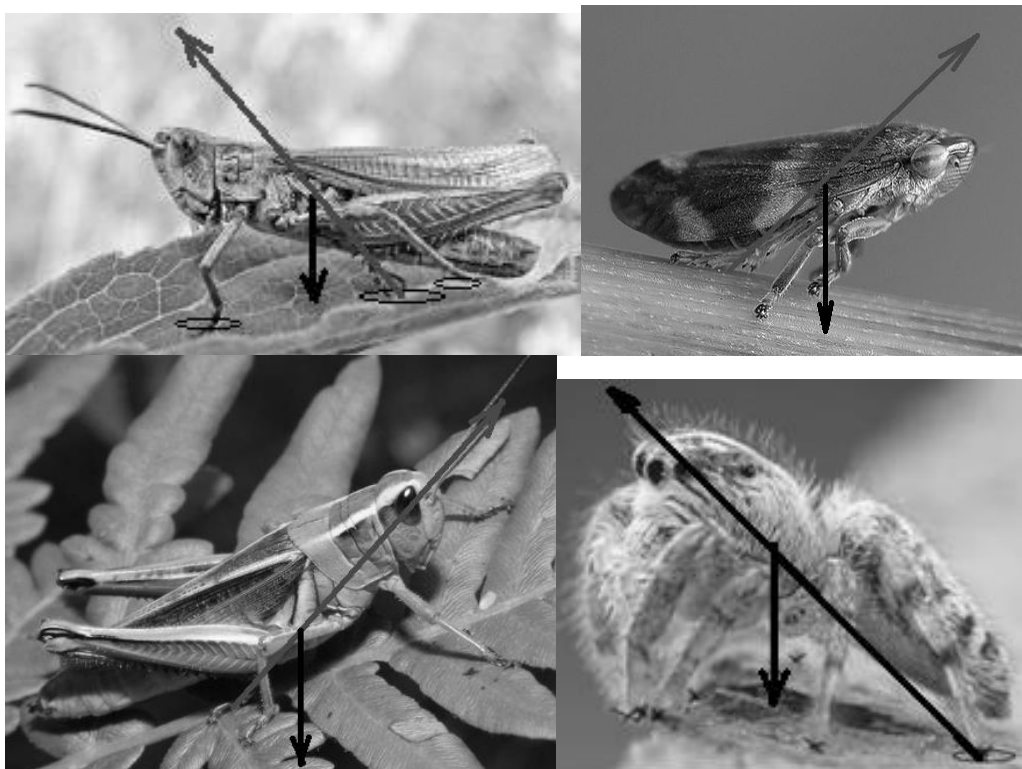


Рисунок 108 – Предпрыжковые позы (обозначения те же, что и на рис. 107)

3.10.2. Фаза отталкивания

В отличие от фазы предпрыжковой подготовки, фаза отталкивания довольно интенсивно изучается биомеханиками (Mike Picker, Jonathan F.Colville, Malcolm Burrows, 2012). Основным интересом биомехаников связаны с вопросами функционирования механизма катапультирования. Проводятся измерения ускорения достигаемого в момент катапультирования, углов прыжка, длины прыжка и т. д.

В рамках данного исследования рассматриваются вопросы изменения формы и ее балансировки в фазу отталкивания (катапультирования).

На рисунке 109 показаны последовательные кадры видеосъемки прыжка блохи.

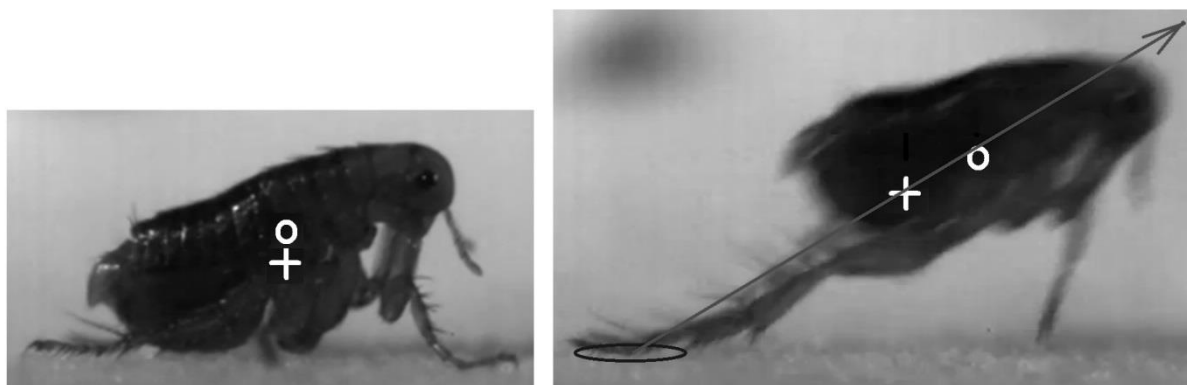


Рисунок 109 – Последовательные кадры видеосъемки прыжка блохи; обозначения те же, что и на рисунке 104 (кадры из видеофрагмента, размещенного на <http://www.youtube.com>)

Из рисунка 109 видно, что в фазу отталкивания блоха поменяла динамический тип формы. В начальный момент фазы отталкивания форма блохи относилась к первому пространственно не стабилизированному типу. В конечный момент фазы отталкивания в результате вытягивания конечностей геометрический центр сместился назад относительно центра тяжести, который поменял свое положение незначительно. В результате такой трансформации геометрический центр оказался на одной прямой с центром площади отталкивания и центром тяжести. При этом динамический тип формы поменялся на пространственно не стабилизированный второй тип. Однако, при анализе характера изменения формы большинства других прыгающих

насекомых, изменение типа динамической формы не выявлено. Связано это с тем, что обязательным условием реализации фазы отталкивания является то, что в конце фазы форма насекомого должна быть пространственно не стабилизированной второго типа. В соответствии с этим, если в начальный момент фазы отталкивания форма относится к указанному типу, то трансформация формы идет без изменения динамического типа.

Еще одним, на наш взгляд, важным фактом является то, что в основе движения в фазе отталкивания так же, как и при pedalной локомоции, лежит круговое движение относительно центра тяжести тела. В пользу данного утверждения свидетельствует тот факт, что смещение тела за время разгона равно двум расстояниям между центром тяжести и геометрическим центром на момент отрыва насекомого от субстрата (рис. 110, 111), т.е. выполняется соотношение радиуса и диаметра.

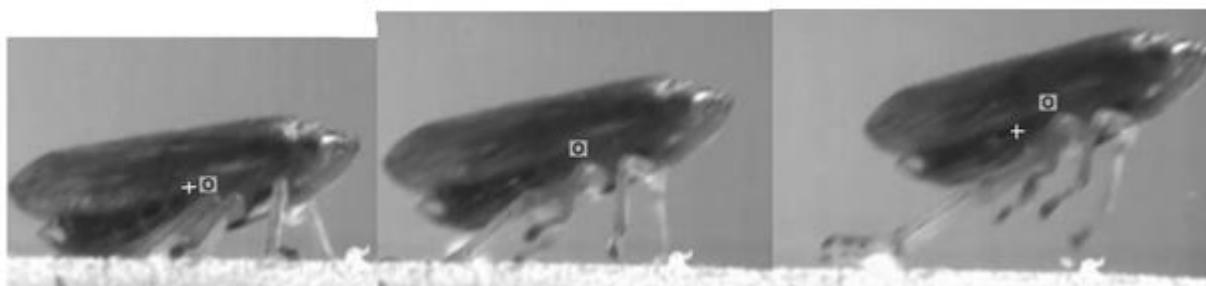


Рисунок 110 – Последовательные кадры видеосъемки прыжка пенницы; положение центра тяжести обозначено точкой, положение геометрического центра показано крестиком (кадры из видеофрагмента, размещенного на <http://www.youtube.com>)

Круговое движение раскладывается на отдельные составляющие в виде изменения системы углов сочленений прыгательных конечностей.

На рисунке 112 показан Южноафриканский прыгающий таракан *Saltoblattella montistabularis*, прыжок которого детально изучен (Mike Picker, Jonathan F.Colville, Malcolm Burrows, 2012).

На рисунке 112 показаны самец и самка таракана. Вне зависимости от формы брюшка общая балансировка тела у обоих полов сходна. Крестом показан геометрический центр дорсальной проекции.

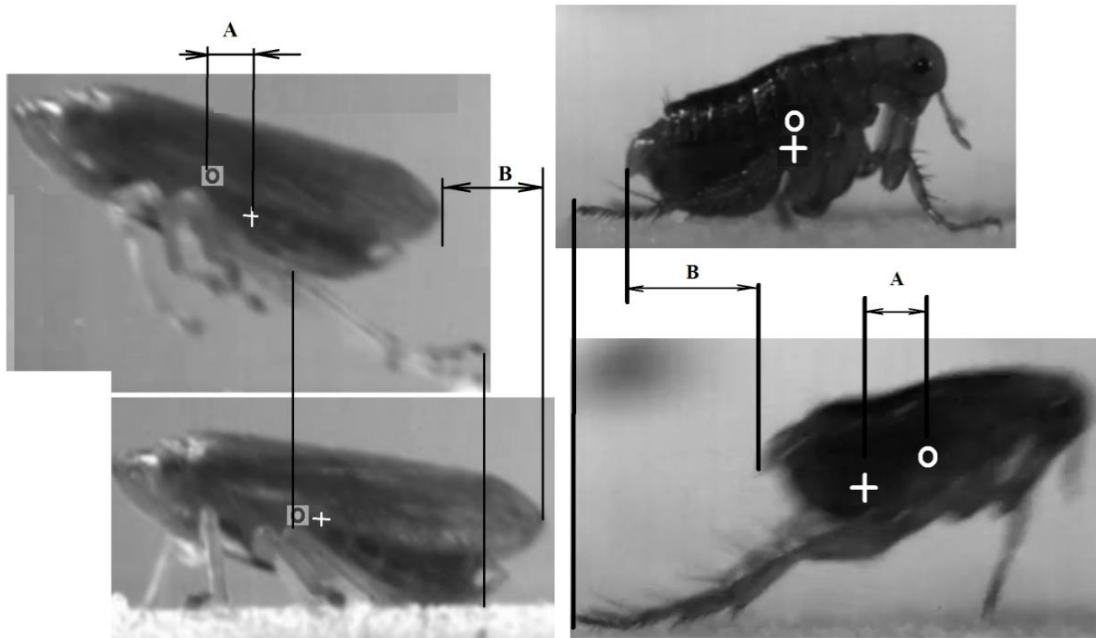


Рисунок 111 – Соотношение величины расхождения проекции геометрического центра латеральной проекции, центра тяжести (А) и величины смещения тела на момент окончания фазы отталкивания и отрыва насекомого от субстрата (кадры последовательной съемки сопоставляются по коготкам и сочленениям бедра и голени) (кадры из видеофрагментов, размещенных на <http://www.youtube.com>)

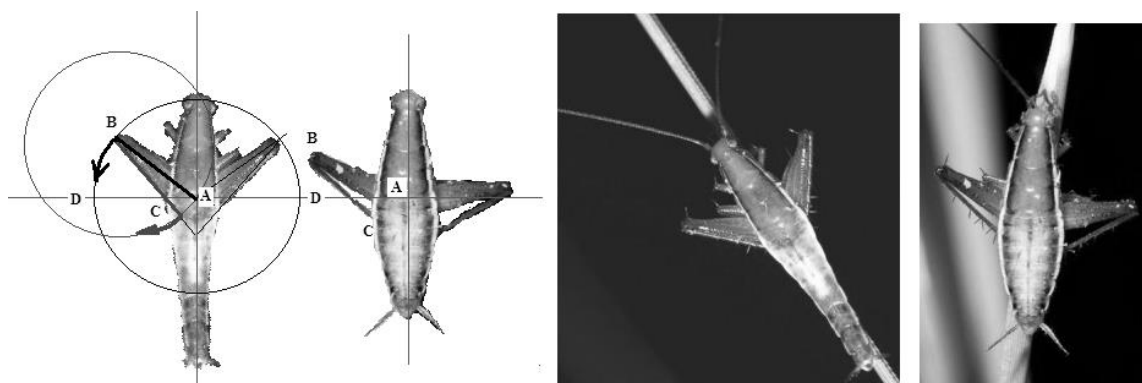


Рисунок 112 – Фотографии *Saltoblattella montistabularis* в состоянии предпрыжковой подготовки (объяснения в тексте) (по MikePicker, JonathanF.Colville, MalcolmBurrows, 2012 с изменениями)

Исходя из особенностей постановки конечностей, его положение, вероятно, близко к центру тяжести тела. Из рисунка видно, что перед прыжком голень и бедро прыгательной конечности максимально сводятся между собой. При этом бедро наклоняется вперед относительно продольной оси тела. Угол сочленения бедра и голени ABC вместе с углом наклона бедра BAD составляют 45° . Соответственно, сумма указанных углов правой и левой прыгательной конечности составляет 90° . При выпрямлении прыгательной конечности в конце фазы отталкивания суммарный угол составляет 180° .

На рисунке 113 показаны начальный момент прыжка таракана и момент отрыва таракана от субстрата. Данные рисунки приведены в работе Mike Picker с соавторами. Интересно отметить, что при совмещении приведенных в работе рисунков по сочленению бедра и голени можно видеть выполнение соотношения 1:4 между разном центром тяжести и геометрическим центром (рис. 113 А) с величиной разгонного пути прыжка таракана (рис. 113 С).

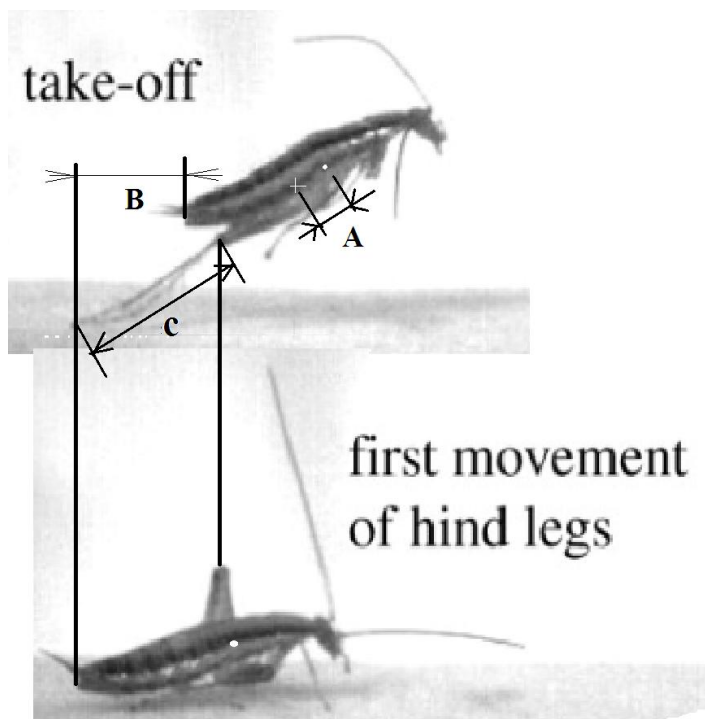


Рисунок 113 – Начальный и конечный моменты фазы отталкивания *Saltoblattella montistabularis*; $A/C = 0,25$; рисунки расположены по вертикали относительно точки сочленения бедра и голени (по Mike Picker, Jonathan F. Colville, Malcolm Burrows, 2012 с изменениями)

Еще одним, на наш взгляд, красноречивым доказательством реализации кругового движения в фазу отталкивания служит открытие жесткой сцепки в виде «шестеренчатой передачи» вертлугов задней пары ног личинок бескрылых цикадок вида *Issus coleoptratus* (Burrows, 2014). Данный вид сочленения обеспечивает поворот бедер относительно друг друга на 90° (рис. 114).

Однако, очень важно обратить внимание на то, что сочленение бедра и голени при вытянутой назад конечности саранчового находится вблизи заднего конца тела. В соответствии с этим, длина проекции увеличится при

распрямлении конечности только на длину голени! Соответственно, центр сместится на половину длины голени. Это и будет величина шага.

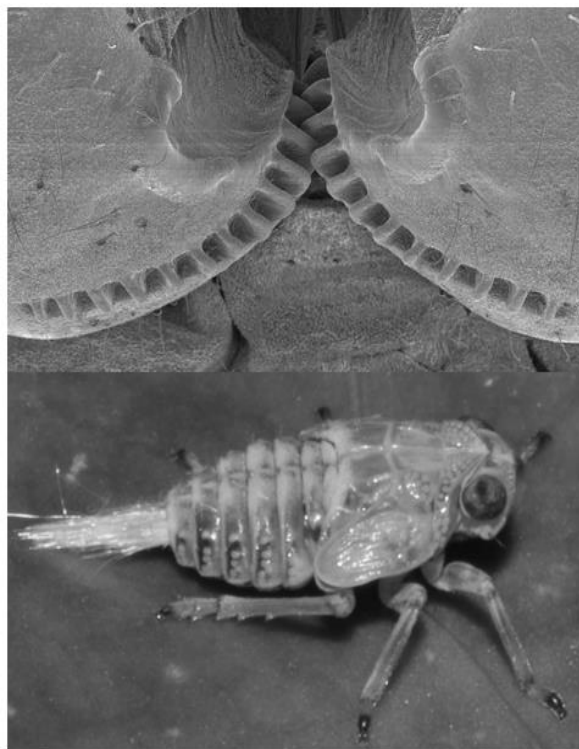


Рисунок 114 – «Шестеренчатая передача» между вертлугами задней пары прыгательных конечностей личинок цикадок *Issus coleoptratus* (Photo: Burrows/Sutton)

В данном случае мы наблюдаем тот же самый поворот бедер, что и у таракана *Saltoblattella montistabularis*. У бескрылых личинок цикадок данный механизм позволяет механически синхронизировать поворот правой и левой конечности в единое круговое движение, чем достигается, по мнению авторов открытия, стабилизация прыжка личинки цикадки.

К наиболее крупным прыгунам среди насекомых, несомненно, относятся представители отряда прямокрылых (*Orthoptera*).

В фазе отталкивания у саранчовых (*Acrididae*) и кузнечиков (*Tetthigoniidae*) прыгательная конечность совершает вращательное движение вокруг двух сочленений. В результате, голень вращается относительно центра своей длины (рис. 115 А, 116). В начале фазы отталкивания конечность сложена «пополам», в конце – распрямлена. Совершается движение, напоминающее шаг гусеницы пяденицы (раздел 3.12.).

Т.е. при распрямлении конечности головной конец саранчового сместится на суммарную длину голени и бедра, но лапка задней конечности останется на месте. Это очень важный момент для определения длины локомоторной волны.

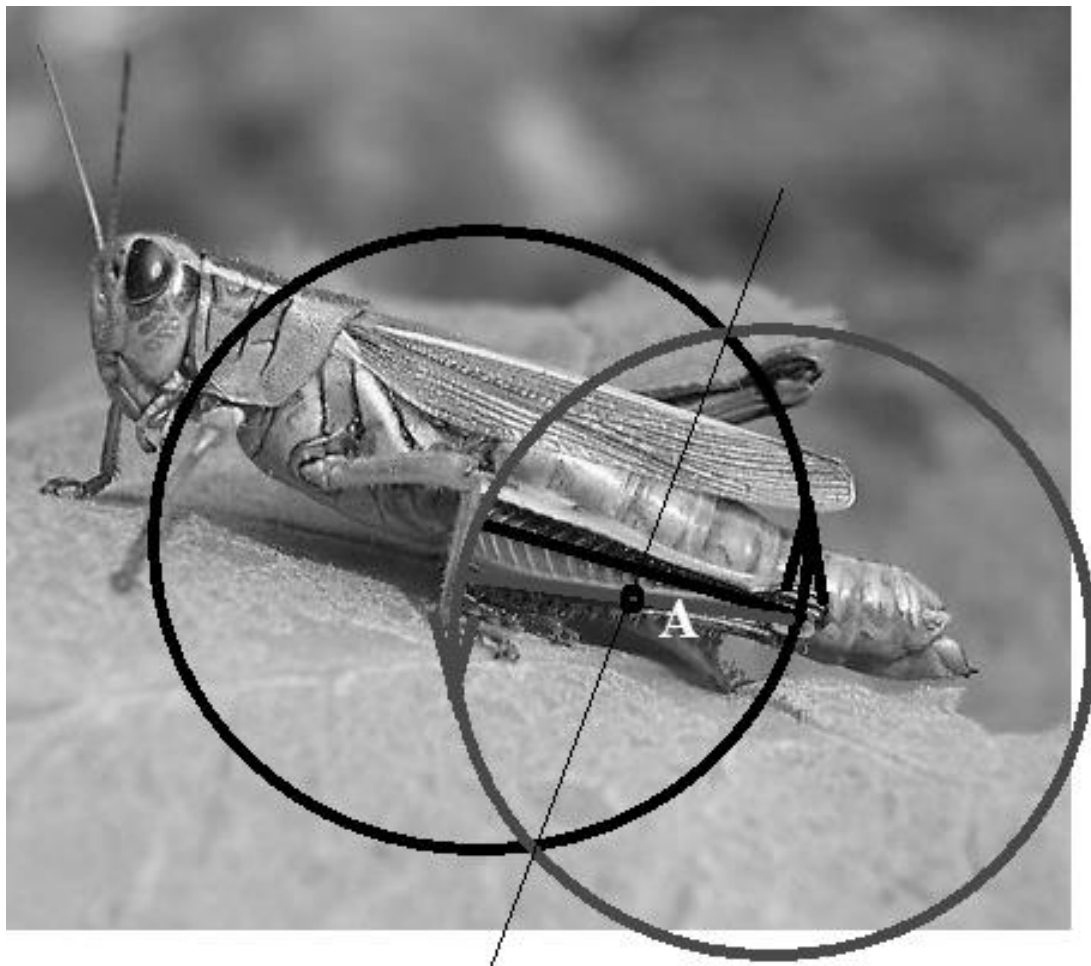


Рисунок 115 – Саранчовое в фазе предпрыжковой подготовки; положение бедра и голени позволяют наглядно представить характер кругового движения, которое должно будет реализоваться в фазе отталкивания (радиусами вращения являются бедро и голень); А – геометрический центр вращения голени

Т.к. длина шага (смещение центра проекции), в нашем примере, составила $\frac{1}{2}$ длины голени, то, согласно указанному выше соотношению «колеса», расхождение центра тяжести тела и его геометрического центра должно составить $\frac{1}{4}$ длины голени. Данный факт подтвержден непосредственными измерениями (рис. 116). Связано это с тем, что при прыжке саранчового одновременно реализуются два вращательных движения, направленные в противоположные стороны относительно двух центров (рис. 115).

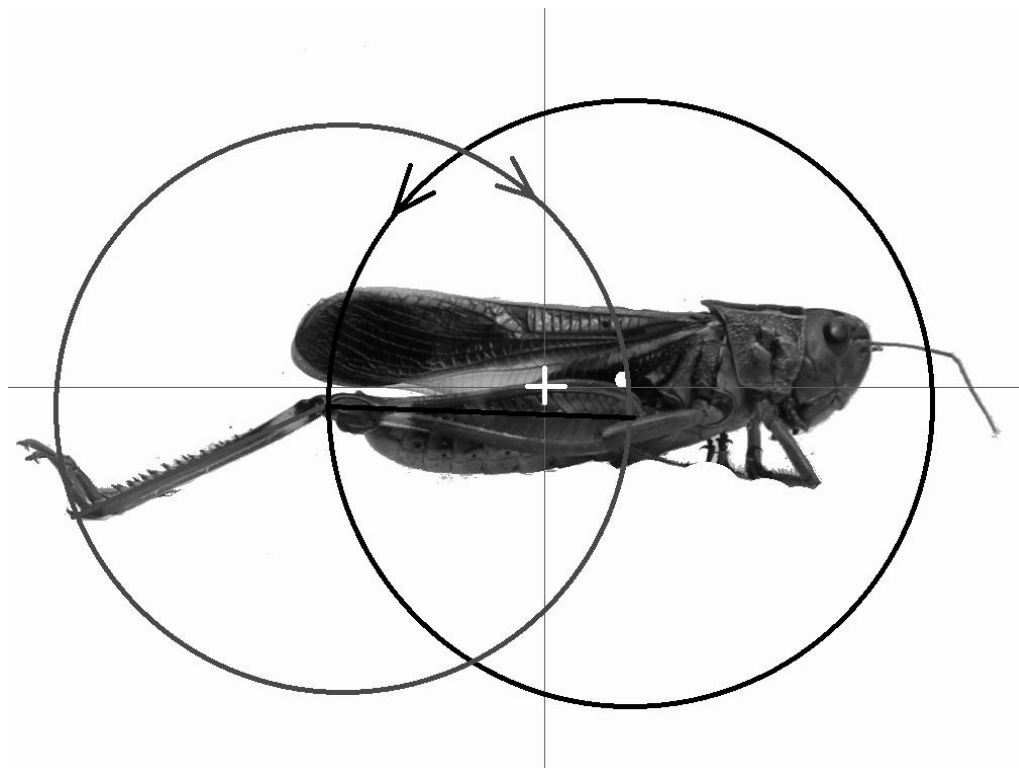


Рисунок 116 – Соотношение величины As_v (расстояния между центром тяжести тела (обозначен точкой) и геометрическим центром (обозначен крестиком)) с длиной голени составляет $\frac{1}{4}$

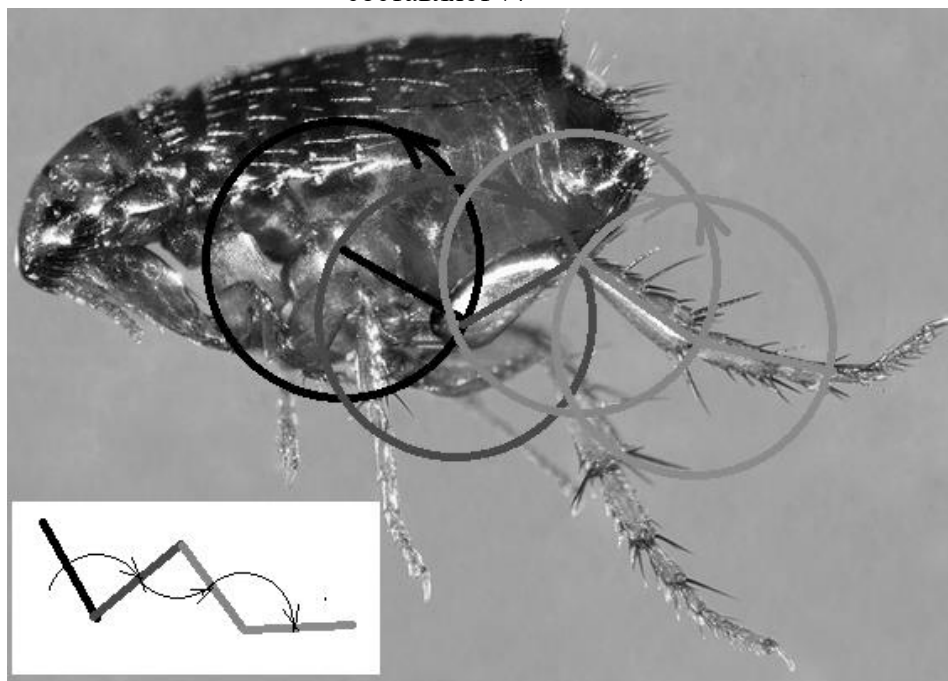


Рисунок 117 – Схема вращения члеников прыгательной конечности блохи во время толчка (фото с сайта <http://takayavew.ru/journalshowcomments.php> с изменениями)

Во время прыжка блохи одновременно реализуются четыре вращения относительно четырех центров (Рис. 117). Соответственно, расхождение центра тяжести тела и его геометрического центра составляет $\frac{3}{4}$ длины голени.

Таким образом, длина локомоторной волны, генерируемой насекомым в фазу отталкивания, равна четырем расстояниям между геометрическим центром и центром тяжести. У беспозвоночных с жестким экзоскелетом данная величина закреплена морфологически и составляет приблизительно $\frac{1}{2}$ длины прыгательной конечности.

Как показали наши наблюдения, несмотря на сходство механизма смещения тела в прыжке и при pedalной локомоции насекомых (в обоих случаях обнаруживается круговое движение), имеется одно важное отличие: при pedalной локомоции соотношение $\frac{1}{2}$ (отношение радиуса и диаметра кругового движения) между разведением центров и длиной шага выполняется всегда, в то время как в фазе отталкивания прыжка указанное соотношение иногда нарушается. Причина нарушения указанного соотношения состоит в том, что в прыжке завершение цикла необязательно. Как указывалось выше, прыжок не является в полном объеме циклическим процессом. Напротив, в основе pedalной локомоции лежит волна, в связи с чем при совершении более двух шагов завершение локомоторного цикла неизбежно.

Однако, у ряда «прыгающих» насекомых в силу особенностей морфологической реализации прыжка завершение локомоторного цикла также обязательно. В соответствии с этим, параметры локомоторной волны, генерируемой для прыжка, у таких насекомых закреплены на морфологическом уровне. Завершение локомоторного цикла прыжка обязателен для насекомых, использующих «механизм спускового крючка». В этом случае возможности характера изменения формы в прыжке у насекомого практически отсутствуют. Необходимая для прыжка энергия запасается насекомым за счет мышечного напряжения до прыжка, подобно сжатой пружине, и высвобождается одномоментно при срабатывании пускового механизма («спускового крючка»). Подобный механизм прыжка весьма распространен среди представителей семейства Жуков-щелкунов (*Elateridae*) и ногохвосток (*Collembola*).

Жуки-щелкуны широко известны благодаря способности переворачиваться со спины при помощи «щелчка» – резкого сгибания тела в

сочленении, образованного между переднегрудным и среднегрудным отделами тела. Однако, как указывалось Е.Л. Гурьевой (1979), данная способность жуков-щелкунов является далеко не основной. Резко подгибая переднеспинку, жуки-щелкуны способны к прыжкам, имеющим скорее защитную функцию, для ухода от преследования. Несмотря на это, способность прыгать из «перевернутого» состояния изучалась и описывалась многократно (Медведев, 2002), в то время как способности к прыжку из «нормального» состояния должного внимания не уделялось.

Механизм прыжка жука-щелкуна понятен из рисунков 118 и 119.



Рисунок 118 – Жук-щелкун (*Coleoptera, Elateridae*) в фазе предпрыжковой подготовки (фото с сайта <http://blic344.ucoz.ru/photo/1-1-0-0-2>)

На рисунке 118 показана фаза предпрыжковой подготовки жука-щелкуна. Жук выгибается на дорсальную сторону и прижимает переднегрудь к субстрату.

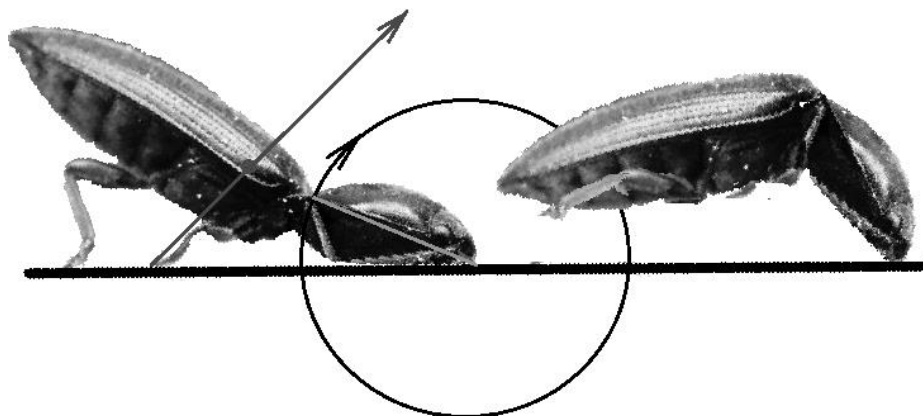


Рисунок 119 – Жук-щелкун (*Coleoptera, Elateridae*) в фазе предпрыжковой подготовки и в фазе отталкивания

В фазе отталкивания жук резким сгибом сообщает телу необходимый для прыжка импульс. Этот же самый механизм используется жуком-щелкуном для прыжка из перевернутого состояния. В прыжке жука-щелкуна реализуется вращение. Разница заключается только в осях вращения. В одном случае (прыжок из перевернутого состояния) переднеспинка вращается относительно сочленения, в другом – относительно точки опоры мандибулами или специальным выростом (воротничком) на субстрат. Прыжок из перевернутого на спину положения осуществляется за счет сил инерции переднегруди. Прыжок из «нормального» положения осуществляется за счет прямого действия мышц и взаимодействия с субстратом.

Определение положения центра тяжести тела и геометрического центра дорсальной и дорсовентральной проекций показало их несовпадение. Жуки-щелкуны, как и саранчовые, относятся к типу пространственно не стабилизированных форм второго типа. При этом выполняются то же, что и у саранчовых условие – отношение $1/4$ между величиной Asv и длиной части тела, совершающей круговое движение (у саранчового – это голень, а у жука-щелкуна – переднегрудь с головой (рис. 121).

Если рассматривать положение центра тяжести тела относительно геометрического центра вращения, то и в этом случае выполняется соотношение «колеса». Т.е. расстояние от центра тяжести тела до оси сочленения передне- и среднегруди (рис. 120 А) всегда равно расстоянию от

геометрического центра вращения переднегруди до оси сочленения (рис. 120 В).

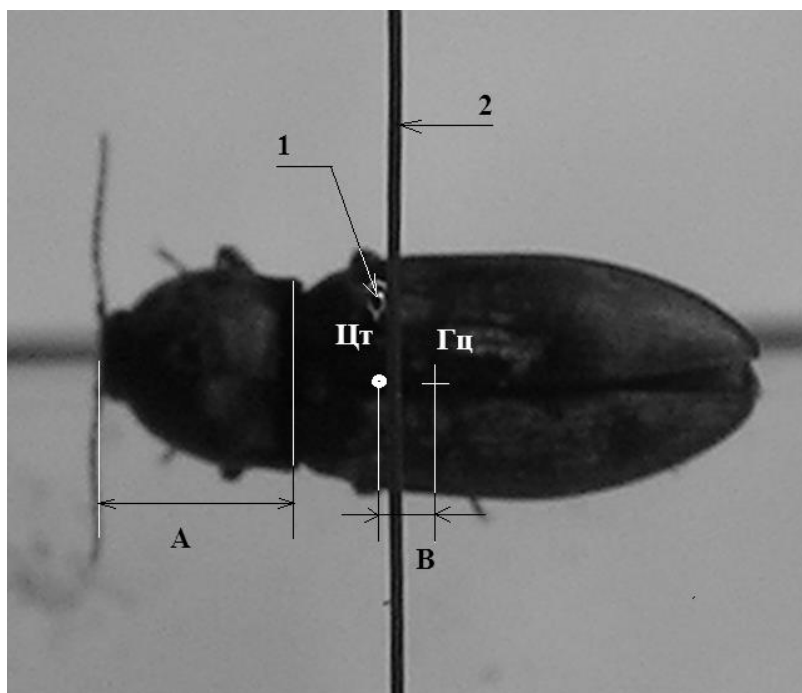


Рисунок 120 – Жук-щелкун (*Coleoptera, Elateridae*), вывешенный на оси вращения; 1 – ось вращения; 2 – волосной отвес; Цт – центр тяжести тела; Гц – геометрический центр дорсовентральной проекции; А – расстояние от оси вращения переднеспинки до переднего края тела (3,42 мм); В – расстояние между проекцией центра тяжести тела и геометрическим центром (0,9мм)

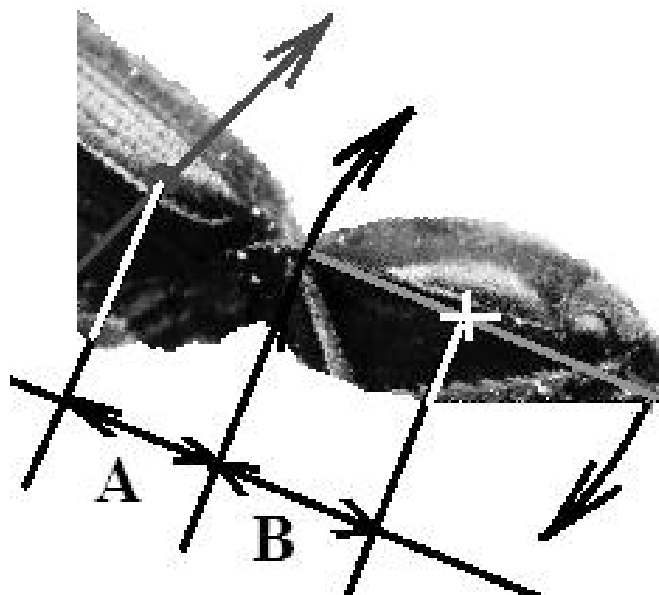


Рисунок 121 – Относительное положение центра тяжести тела (обозначен кружком) и геометрического центра вращения переднегруди (обозначен крестиком); А – расстояние от центра тяжести до оси сочленения переднее- и среднегруди; В – расстояние от геометрического центра вращения переднегруди до оси сочленения; стрелками указано направление вращений

Таким образом, длина локомоторной волны, генерируемой жуком-щелкуном в фазу отталкивания, равна двум расстояниям между геометрическим центром и центром тяжести тела или, что то же самое, расстоянию между осью сочленения и центром тяжести, или $1/2$ длины переднегруди с головой.

Обращает на себя внимание тот факт, что эти же отношения определяют и длину локомоторной волны жука-щелкуна и при педальной локомоции.

Другой хорошо известной группой прыгающих насекомых являются ногохвостки (*Collembola*). Способность к прыжку у различных представителей данной группы определяется развитием прыгательной вилки. Наибольшее развитие этот орган получил у обитателей поверхности и верхних слоев подстилки. Широко принятая у нас в стране система жизненных форм ногохвосток разработана С.К. Стебаевой (1979). Согласно данной системе, наиболее хорошими прыгунами являются представители таких групп жизненных форм, как атмобионты и верхнеподстилочные формы (рис. 122).

Согласно исследованиям поведения коллембол разных жизненных форм, проведенных Н.П. Голощаповой (2003), двигательная активность ногохвосток обуславливается их принадлежностью к соответствующей жизненной форме. Н.П. Голощаповой (2003) установлено, что длина прыжка коллембол определяются величиной прыгательной вилки ($r=+0,86$), скорость движения – абсолютными размерами их ног ($r=+0,56$). Согласно исследованиям Н.П. Голощаповой, максимальными скоростями движения и длинами прыжков характеризуются атмобионтные виды, минимальными – нижнеподстилочные и почвенные формы ногохвосток (таблица 12).

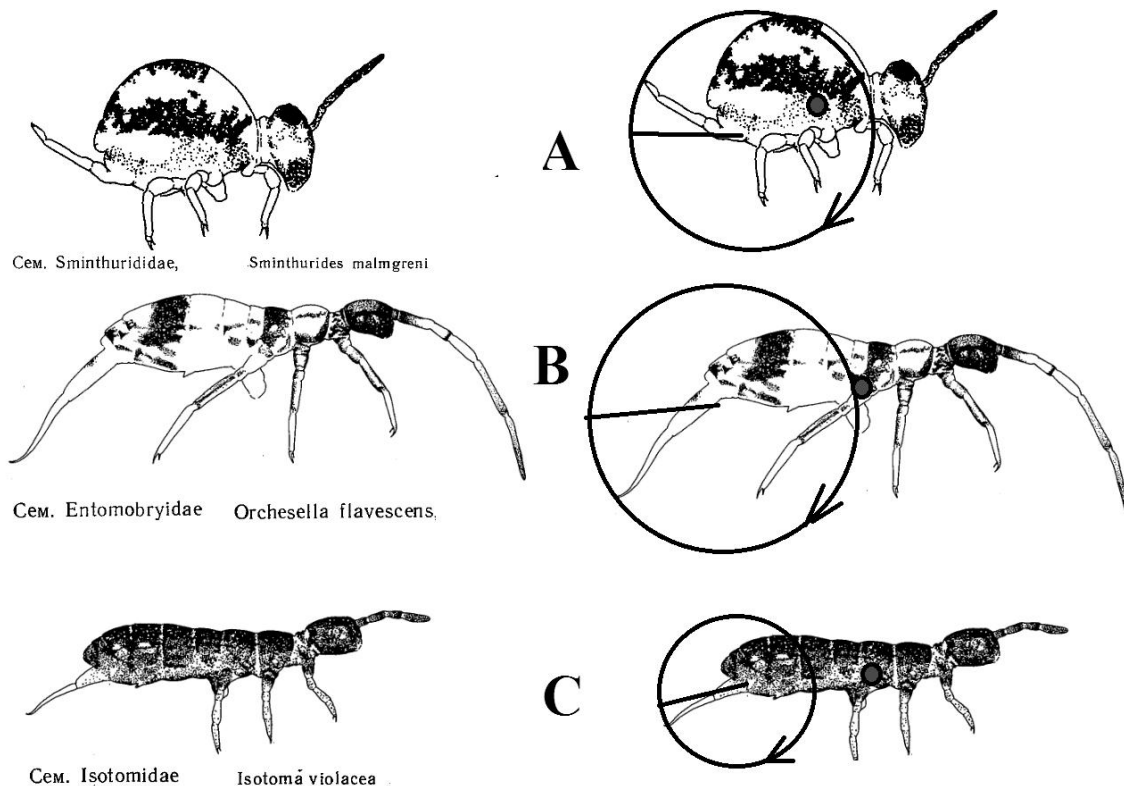


Рисунок 122 – Представители различных жизненных форм ногохвосток (по С.К. Стебаевой (1979) с изменениями); А – сминтуроидные поверхностные и верхнеподстилочные формы; В – энтомобриоидные атмобиотические формы; С – изотомоидные верхнеподстилочные формы; темным кружком обозначены центры тяжести тела; окружность радиусом, равным длине прыгательной вилки, описана относительно оси вращения прыгательной вилки; стрелки указывают направление вращения прыгательной вилки во время прыжка коллемболы

Определение центра тяжести тела коллембол проведено нами на основе анализа характера постановки конечностей при педальной локомоции ногохвосток (рис. 123). У коллембол, относящихся к сминтуроидным поверхностным и верхнеподстилочным формам, геометрический центр тяжести тела и геометрические центры проекций совпадают. Таким образом, коллемболы, способные к длинным прыжкам и имеющие хорошо развитую прыгательную вилку, относятся к пространственно стабилизированному типу динамических форм. Т.е. коллембола во время прыжка свободно вращается относительно любой оси вращения. В соответствии с этим, направление прыжка также может быть любым. Коллемболы способны прыгать «кувырком» назад или вперед, равно как и вертикально вверх. Следовательно, фаза предпрыжковой подготовки коллембол, скорее всего, ограничивается созданием мышечного напряжения на оси вращения прыгательной вилки.

Скорости движения и длины прыжков некоторых форм коллембол (по Н.П. Голощаповой, 2003)

Жизненная форма, семейство, вид	Время пересечения (сек.) поля зрения (10 мм)	Скорость движения (мм/сек)	Длина прыжка (мм)
<u>Атмобиотические:</u>			
Entomobryidae			
<i>P. flavescens</i> (Tullberg)	4,0±0,15	2,8±0,30	53±1,9
<i>E. corticalis</i> (Nicolet)	4,0±0,20	3,1±0,18	41±2,0
<i>O. flavescens</i> (Bourlet)	2,0±0,09	5,8±0,34	58±1,9
<i>O. cincla</i> (Linne)	4,0±0,13	2,9±0,18	61±3,1
Dicyrtomidae			
<i>D. minuta</i> (Fabricius)	4,0±0,1	2,8±0,07	33±2,1
Sminthuridae			
<i>S. viridis</i> (Linne)	5,0±0,1	2,2±0,07	30±2,4
<u>Верхнеподстилочные:</u>			
Isotomidae			
<i>P. minuta</i> (Tullberg)	4,0±0,3	2,5±0,08	17±0,7
<i>C. clavipila</i> (Axelson)	4,0±0,1	2,6±0,09	19±0,7
<i>C. cinereus</i> (Nicolet)	5,0±0,1	2,0±0,04	25±1,1
<i>V. pseudocinereus</i> (Fjellberg)	4,0±0,1	2,4±0,06	25±1,2
<i>D. tigrina</i> (Nicolet)	6,0±0,4	1,9±0,09	26±1,6
Hypodastruridae			
<i>H. monubrialis</i> (Handschin)	9,0±0,3	0,9±0,04	29±1,4
<i>H. viatica</i> (Folsom)	10,0±0,2	1,1±0,05	17±1,1
<u>Нижнеполстилочные:</u>			
Isotomidae			
<i>P. minima</i> (Absolon)	13,0±0,4	0,8±0,03	3,0±0,1
<i>P. nota2-lis</i> (Stach)	12,0±0,5	0,8±0,03	13±0,5
Hypodastruridae			
<i>X. grisea</i> (Axelson)	12,0±0,5	0,7±0,04	9±0,7
<u>Верхнепочвенные:</u>			
Isotomidae			
<i>F. condida</i> (Willem)	6,0±0,3	1,6±0,08	20±0,2
<i>F. fimetaria</i> (Linne)	8,0±0,4	1,4±0,06	15±0,1
<i>F. lawrencei</i> (Rusek)	10,0±0,5	1,10±0,04	14±0,1
Onychiuridae			
<i>P. armata</i> (Tullberg)	18,0±1	0,60±0,03	—
<i>O. stachianus</i> (Bagnall)	12,0±0,5	0,90±0,03	—

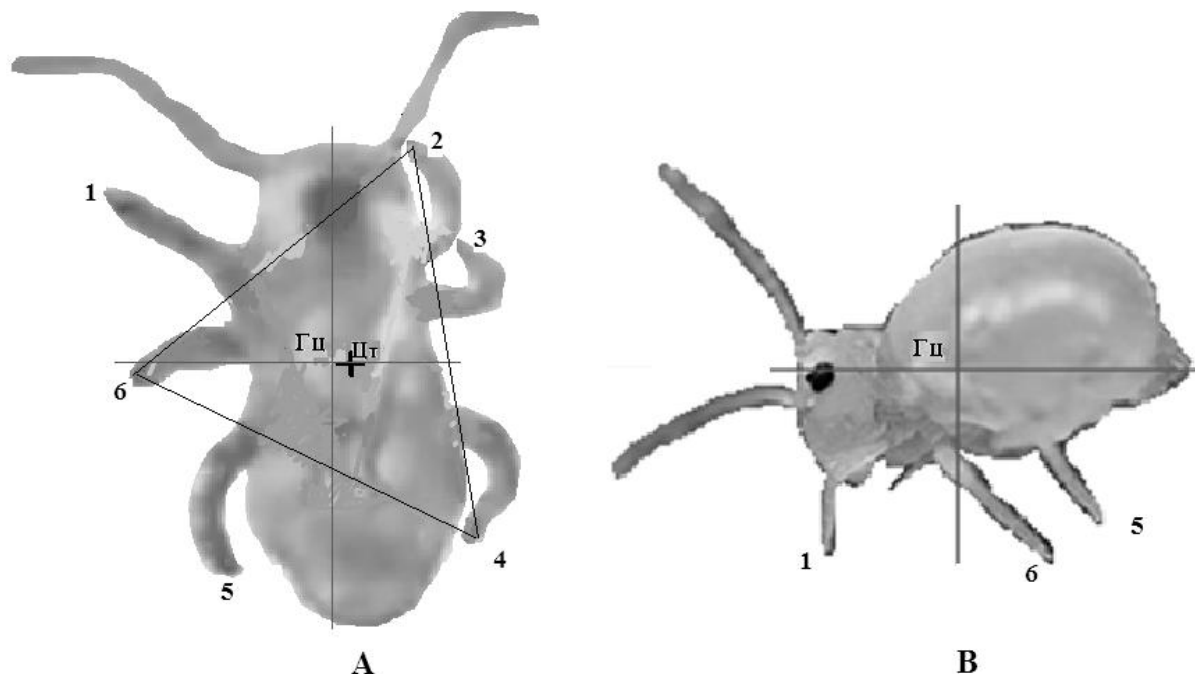


Рисунок 123 – Вентральная (А) и латеральная (В) проекции коллемболы сминтуroidной поверхностной формы; 1-6 – точки опор; Гц – геометрический центр проекции; Цт – центр тяжести тела (определен как геометрический центр правого опорного треугольника)

Интересно отметить, что представители различных жизненных форм ногохвосток (по С.К. Стебаевой) имеют различную, но вполне определенную длину прыгательной вилки. Так, сминтуroidные поверхностные и верхнеподстилочные формы (рис. 122 А) имеют прыгательную вилку, длина которой в два раза превышает расстояние от оси вращения вилки до центра тяжести тела (рис. 122). Коллемболы, относящиеся к энтомобриoidной атмобиотической жизненной форме, имеют прыгательную вилку, длина которой равна расстоянию от оси вращения вилки до центра тяжести тела (рис. 122 В). Наиболее короткие прыгательные вилки – у изотомоидных верхнеподстилочных жизненных форм коллембол. Длина прыгательной вилки у коллембол этой жизненной формы, как правило, составляет $\frac{1}{2}$ расстояния от оси вращения до центра тяжести тела.

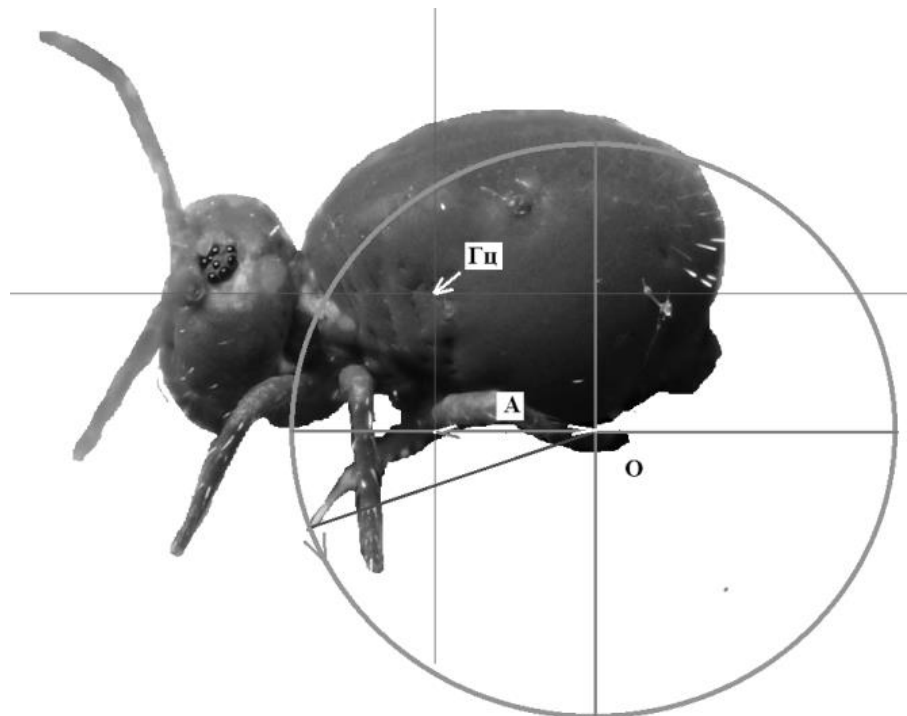


Рисунок 124 – Латеральная проекция сминтуroidной жизненной формы коллемболы; Гц – геометрический центр проекции; о – ось вращения прыгательной вилки; А – расстояние, равное $\frac{1}{2}$ длины прыгательной вилки; стрелка указывает направление вращения вилки при прыжке

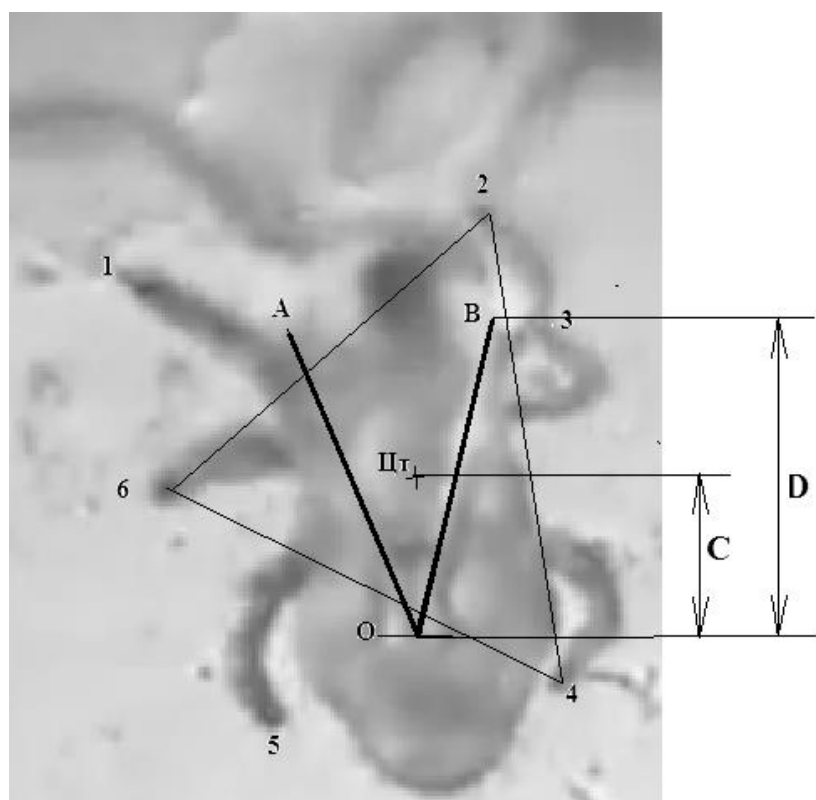


Рисунок 125 – Вентральная проекция коллемболы сминтуroidной поверхностной формы; 1-6 – точки опор; Цт – центр тяжести тела (определен как геометрический центр правого опорного треугольника); о – ось вращения прыгательной вилки (АОВ); D – длина прыгательной вилки; С – расстояние от центра тяжести тела до оси вращения вилки

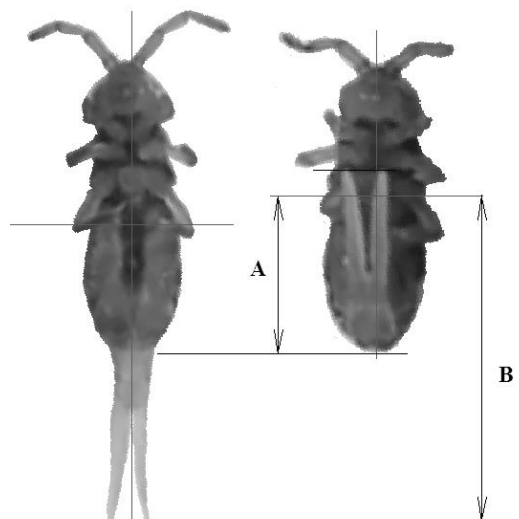


Рисунок 126 – Положение прыгательной вилки у энтомобриоидной жизненной формы коллембол относительно геометрического центра тела (показан крестом); А – расстояние от оси вращения вилки до геометрического центра; В – расстояние от дистального конца вилки до геометрического центра тяжести тела

Указанные отношения длин прыгательных вилок относительно положения центра тяжести определяют параметры прыжка коллембол. Наиболее длинные относительно длины тела вилки имеют сминтуroidные поверхностные и верхнеподстилочные формы. Однако максимально возможное увеличение длины вилки происходит на фоне уменьшения длины тела. В результате возникает ситуация, при которой дистальный конец вилки (в предпрыжковом состоянии коллемболы) оказывается впереди как центра тяжести тела, так и геометрического центра (в данном случае они совпадают) (рис. 123 А). При распрямлении вилки коллембола совершает «кувырок» назад. При этом геометрический центр вращения (Гцв) смещен на $\frac{1}{4}$ длины вилки в сторону ее дистального конца (рис. 128 А1). У коллембол, относящихся к энтомобриоидной атмобиотической жизненной форме, дистальный конец прыгательной вилки максимально приближен к центру тяжести тела (рис. 122 В). При распрямлении вилки во время прыжка коллемболы геометрический центр вращения совпадает с осью вращения вилки (рис. 128 В1). Коллембола получает толчок, направленный вверх. У изотомоидных верхнеподстилочных жизненных форм коллембол дистальный конец вилки не достигает центра тяжести тела (рис. 122 С). Соответственно, при прыжке геометрический центр

вращения смещен от оси вращения вилки в сторону тела коллемболы (рис. 128 С1). При распрямлении вилки коллембола получает импульс, направленный вверх и вперед.

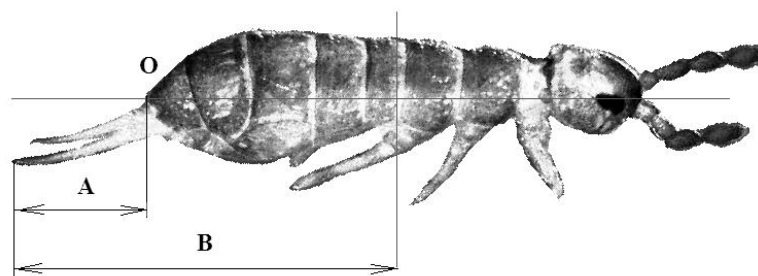


Рисунок 127 – Положение прыгательной вилки у изотомоидных верхнеподстилочных жизненных форм коллембол относительно геометрического центра тела (показан крестом) А – расстояние от оси вращения вилки (О) до дистального конца вилки; В – расстояние от дистального конца вилки до геометрического центра тяжести тела

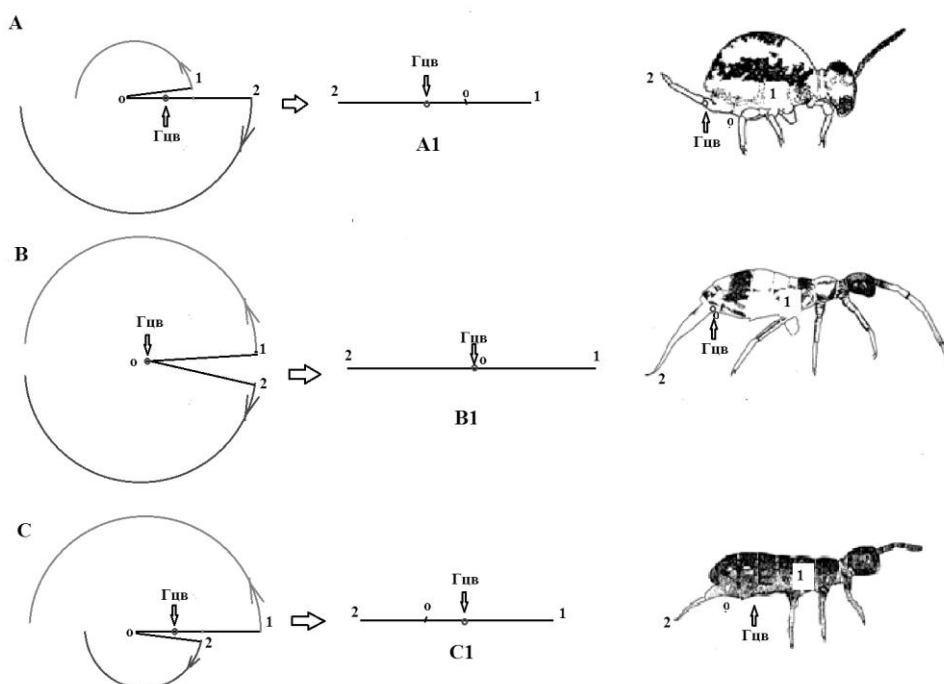


Рисунок 128 – Схема положения центра тяжести тела (1), дистального конца прыгательной вилки (2) и геометрического центра вращения тела (Гвц) в начальный момент прыжка коллембол различных жизненных форм (А, В, С) и после распрямления вилки (А1, В1, С1); направление вращения тела показано стрелкой, направленной вверх; направление вращения вилки показано стрелкой, направленной вниз; о – ось вращения вилки

В связи с тем, что у коллембол центр тяжести тела и геометрический центр совпадают, длина генерируемой в прыжке локомоторной волны отличается от длин волн, генерируемых пространственно не стабилизированными формами второго типа (саранчовые, жук-щелкун и др.). А

именно, длина волны будет равна расстоянию от дистального конца вилки (центр опоры при толчке) до геометрического центра вращения – для форм сминтуroidных и энтомобриoidных, или расстоянию от центра тяжести тела до геометрического центра вращения – для форм энтомобриoidных и изотомoidных верхнеподстилочных жизненных форм коллембол. Т.е. длина локомоторной волны, генерируемой коллемболами в прыжке, зависит от длины прыгательной вилки и от положения центра тяжести тела. Согласно описанным выше механизмам, наибольшие прыжки должны совершать энтомобриoidные жизненные формы коллембол. Данное предположение хорошо согласуется с данными о длине прыжка, полученными Н.П. Голощаповой (2003) (таблица 12).

3.10.3. Фаза полета

Как показали наши наблюдения, прыгающие беспозвоночные в фазе полета имеют форму второго нестабилизированного типа. Т.е. стабилизация положения тела в прыжке осуществляется по принципу «стабилизации стрелы». Движение в эту фазу осуществляется по инерции. На движущееся тело действуют две силы – сила тяжести и сила сопротивления воздуха. В соответствии с характером взаимодействия этих сил определяется пространственная ориентация тела беспозвоночного в фазе полета и прыжка. Все, кроме пространственной ориентации, параметры траектории полета в прыжке задаются в фазу отталкивания. На рисунках 129-131 показана стабилизация пространственной ориентации организма в прыжке.

Длина прыжка зависит от многих факторов, но изначально определяется длиной и частотой локомоторной волны. Если длина волны у беспозвоночных с жестким экзоскелетом фиксирована, как $\frac{1}{2}$ длины прыгательной конечности или как четыре расстояния между центром тяжести тела и геометрическим центром, то частота (время распрямления прыгательной конечности) может меняться в широких пределах.

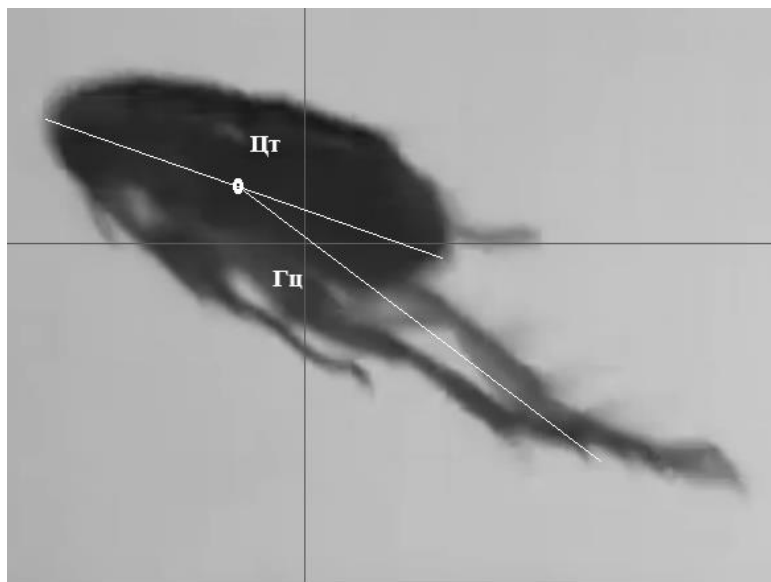


Рисунок 129 – Блоха в полете; Цт – центр тяжести тела; Гц – геометрический центр проекции



Рисунок 130 – Пенница в полете; показаны центр тяжести и геометрический центр проекции (обозначен крестиком)

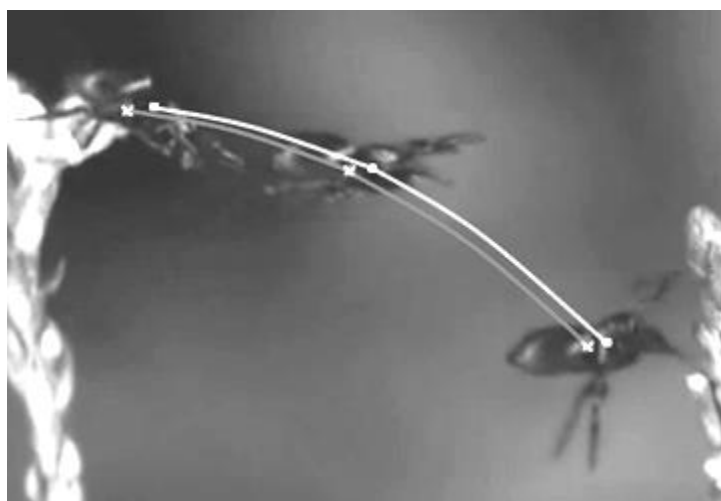


Рисунок 131 – Траектория и положение тела паука семейства *Saltycidae* в прыжке (точкой показано положение центра тяжести тела, крестиком обозначено положение геометрического центра)

Принципиально иной является фаза полета у ногохвосток. Так как коллемболы относятся к пространственно стабилизированному динамическому типу форм, то в фазе полета тело коллемболы совершает неконтролируемое вращение. В силу малого веса насекомого вязкость воздуха и силы сопротивления играют значительную роль в характере вращения. Вероятно, вращение осуществляется относительно геометрического центра.

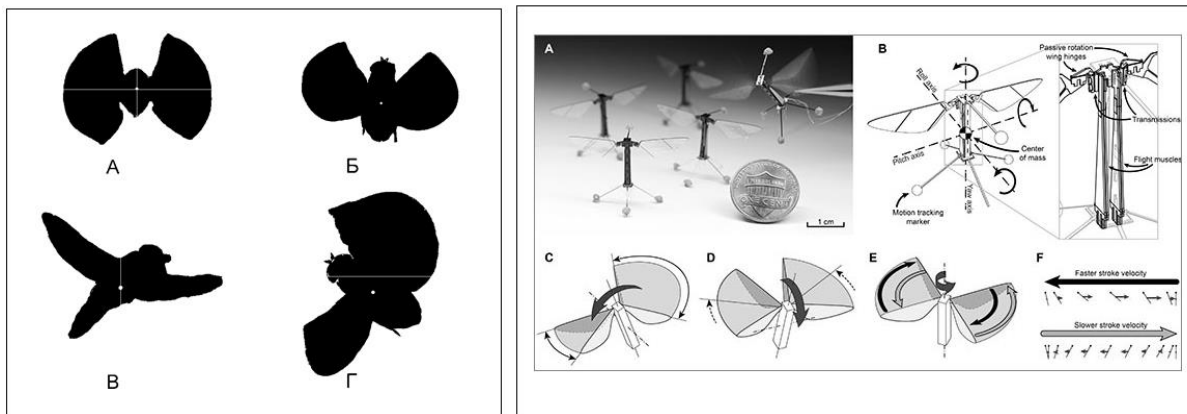
3.11. Полет насекомого

Среди всех видов локомоции полет насекомого изучен наиболее полно (Свидерский, 1980).

Внимание исследователей полета насекомых привлекают, прежде всего, проблемы функциональной морфологии крыльев насекомых, особенности кинематики крыльев различных групп насекомых и эволюция полета (Гродницкий, Козлов, 1985; Бродский 1986; Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986; Гродницкий, 1988, 1990, 1997, 2000). Также большое внимание уделяется механизмам создания подъемной силы насекомыми (Бродский, 1997; Гродницкий, 1997). Результатом этих работ явилось создание теории машущего полета насекомых, основанного на механизмах генерации вихревых колец. Как генераторы вихревых, колец наиболее детальному изучению подверглись крылья насекомых. Детально изучена их кинематика, особенности строения крыла, а также структура его поверхности. В связи с работой крыльев детально изучалась полетная мускулатура и управление ее деятельностью. Таким образом, сегодня вскрыты основные физиологические и морфологические особенности насекомых, позволяющие им генерировать высокочастотную работу крылового аппарата. Как правило, роли тела насекомого в механизмах полета уделялось второстепенное значение. Тело насекомого рассматривалось исключительно как балансировочная масса. При этом, зачастую рассматривалось только брюшко насекомого, выполняющее роль балансира для стабилизации полета и отчасти принимающего участие в управлении маневрами (Гродницкий, 1997).

Однако с позиций развиваемого нами динамического подхода полетная форма насекомого не может рассматриваться в рамках какой бы то ни было морфофункциональной теории, предполагающей рассмотрение организма по частям. В рамках нашего подхода форма элементарна и рассматривается как целое. Соответственно, механизмы управления полетом насекомых рассматриваются нами как управление асимметричным состоянием динамической формы насекомого в момент его переориентации по трем осям при развороте в воздушном потоке. При этом решающее значение имеют силы гравитации, а также пространственная конфигурация центра тяжести тела и геометрический центр проекции (Пекин, 2003; Пекин, Чичков, 2006, 2008). Описанные нами более десяти лет назад принципы пространственной ориентации динамических форм насекомых в последнее время успешно используются в робототехнике. В частности, при разработке системы управления микророботами, имитирующими высокочастотный полет насекомого (рис. 132).

Успешное применение учеными Гарвардского университета принципов пространственной ориентации динамических форм в робототехнике на практике доказывает верность динамического подхода и, как следствие из него, равноценность и равнозначность всех частей тела насекомого в реализации полета. Необходимо особо подчеркнуть, что в соответствии с принципами динамической морфологии, тело насекомого должно рассматриваться не только как балансир, но и как полноправный элемент маятниковой системы, генерирующей высокочастотную локомоторную волну.



1

2

Рисунок 132 – 1– Пространственная конфигурация и положение геометрического центра и центра тяжести у пространственно не стабилизированных форм первого (Г – проекция разворачивающегося слепня), второго (А, В – две проекции слепня в хOVERинге) и третьего (Б – проекция в прямолинейном полете) типов (по В.П. Пекин, Б.М.Чичков, 2006, 2008); 2 – использование принципа динамической морфологии в управлении микророботами (по Robert Wood, 2013) (использован рисунок с <http://Micro.Seas.Harvard.edu; RoboticInsectPhoto03>)

В последнее десятилетие в связи с бурным развитием техники высокоскоростной цифровой видеосъемки и компьютерной обработки изображений вопросы описания кинематики машущего полета насекомых практически решены. Однако, несмотря на это, остается не решенным целый ряд вопросов. До сих пор не ясна связь между скоростными характеристиками полета и частотой работы крыльев. Отсутствует понимание связи полетных характеристик с особенностями механизмов полета функционально двукрылых и морфологически двукрылых насекомых, а также функционально четырехкрылых насекомых. Ответы на эти вопросы чрезвычайно важны не только с практической точки зрения.

3.11.1. Основные подходы к изучению полета насекомых

Традиционно ключевой вопрос в изучении полета насекомых – это вопрос о природе аэродинамических сил машущего полета. Первоначальные представления о полете насекомых, как гребном процессе, а потом и квазистационарный подход, позволяющий использовать принципы классической аэродинамики, оказались малопродуктивны (Бродский, 1998). В связи с этим, в последние два десятилетия получил развитие подход,

объясняющий природу возникновения аэродинамических сил как результат взаимодействия колеблющегося крыла с вихревыми кольцами, им же и образуемыми.

Существующие в настоящее время представления о многообразии типов полета и о его эволюционном становлении у насекомых определяется накопленными сведениями о процессах вихреобразования при работе различных вариантов крыловых аппаратов насекомых.

Существующее многообразие типов полета насекомых рассмотрено Д.Л. Гродницким (1994, 1996). Разработанная им классификация представлена на рисунке 133.



Рисунок 133 – Классификация разновидностей взмаха крыльев насекомых (по Гродницкому, 1994)

Согласно современным представлениям, эволюция машущего полета насекомых шла по пути перехода от четырехкрылого полета к двукрылому. По мнению Д.Л. Гродницкого (2000), основным фактором, определившим направление эволюционных преобразований крылового аппарата, явилось увеличение функциональной эффективности машущих крыльев за счет снятия торможения между вихрями, образующимися за передними и задними

крыльями. Исходная четырехкрылость насекомых определяет пространство возможностей повышения функциональной эффективности машущего полета и ограниченность конкретной морфологической реализации в эволюции полета. Возможные варианты эволюционного преобразования отражены на рисунке 134.

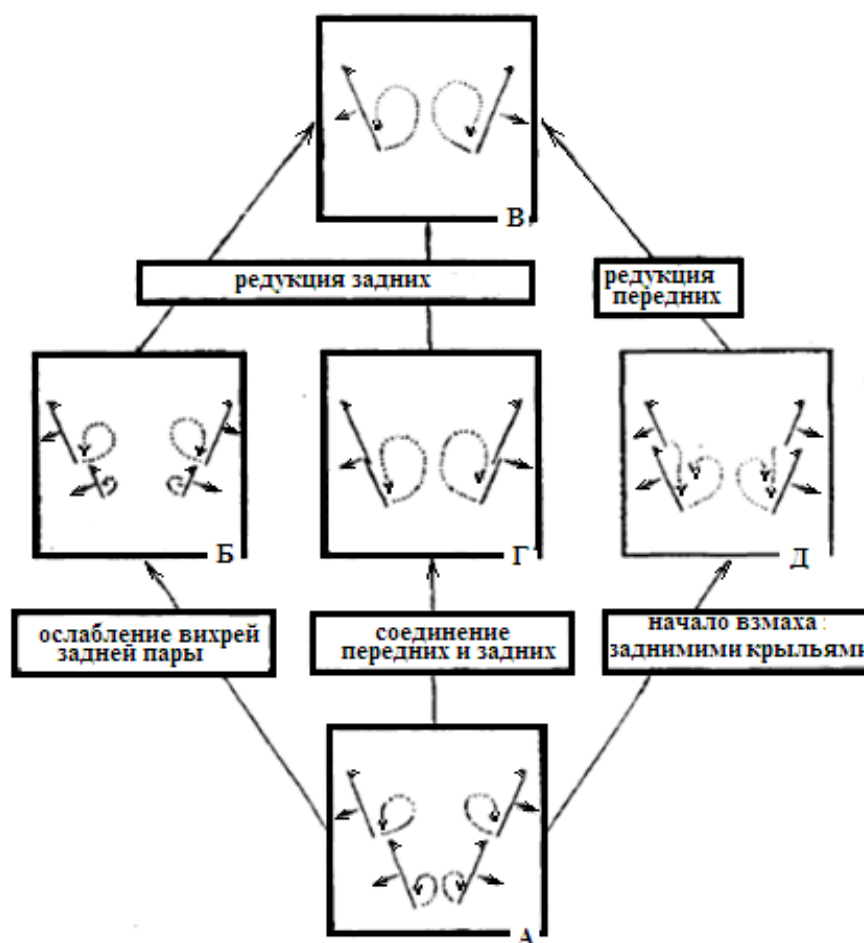


Рисунок 134 – Возможные варианты эволюционного преобразования машущего полета насекомых (по Гродницкому, 1994)

Основным подходом к пониманию природы сил, создаваемых колеблющимся крылом, является изучение структуры вихревого следа, образующегося за летящим насекомым (Гродницкий, 1996; Бродский, 1998). Главным результатом изучения характера вихревого следа, по-видимому, можно считать определение механизмов возникновения полезных сил во время машущего полета. Однако общая теория машущего полета насекомых, позволяющая прогнозировать их локомоторные характеристики, так и не создана. Так и не получен ответ, чем определяется скорость полета насекомого.

Известно только, что регуляция скорости осуществляется изменением угла наклона тела насекомого к горизонту. Связи между скоростью полета и частотой работы крылового аппарата не выявлено (Гродницкий, 1996). Это вступает в противоречие с волновой моделью движения животных, хорошо зарекомендовавшей себя при изучении механизмов плавания рыб, но не получившей должного развития в исследованиях машущего полета насекомых.

Исследования процессов генерации вихревых колец малопродуктивны для понимания особенностей формирования полетной локомоторной волны. В связи с этим, образовался определенный разрыв между вихревой и волновой моделью движения.

В рамках нашего исследования предпринимается попытка построения универсальной модели движения организмов. Предполагается, что движение осуществляется путем изменения формы тела, вследствие чего генерируется локомоторная волна. Параметры локомоторной волны определяются не морфологическими структурами. Локомоция насекомого рассматривается через генерацию локомоторной волны, длина которой определяется как удвоенная величина расхождения центра тяжести тела и геометрического центра проекции. В связи с этим, имеется определенная надежда на то, что развиваемый нами универсальный подход, в определенной степени, поможет ликвидировать разрыв между различными моделями движения.

В связи с этим, необходимо обратить внимание на связь между формированием вихревого следа за летящим насекомым в виде цепочки вихревых колец и видом локомоторной волны. Как указывалось выше, след – результат взаимодействия. В соответствии с этим, след в виде системы вихревых колец не что иное, как визуализированная часть динамической формы. Следовательно, между полетной локомоторной волной и вихревым следом за летящим насекомым должна быть тесная связь, как различных проявлений одного и того же явления – динамической формы.

Учеными из США (Florian Muijres, 2014) проводилось моделирование движения крыла мухи. Для этого в ванне с маслом приводили в характерное

движение плоскость по форме напоминающее форму крыла. Образующийся за крылом вихрь можно наблюдать по перемещению мелких частиц, взвешенных в масле (рис. 135).

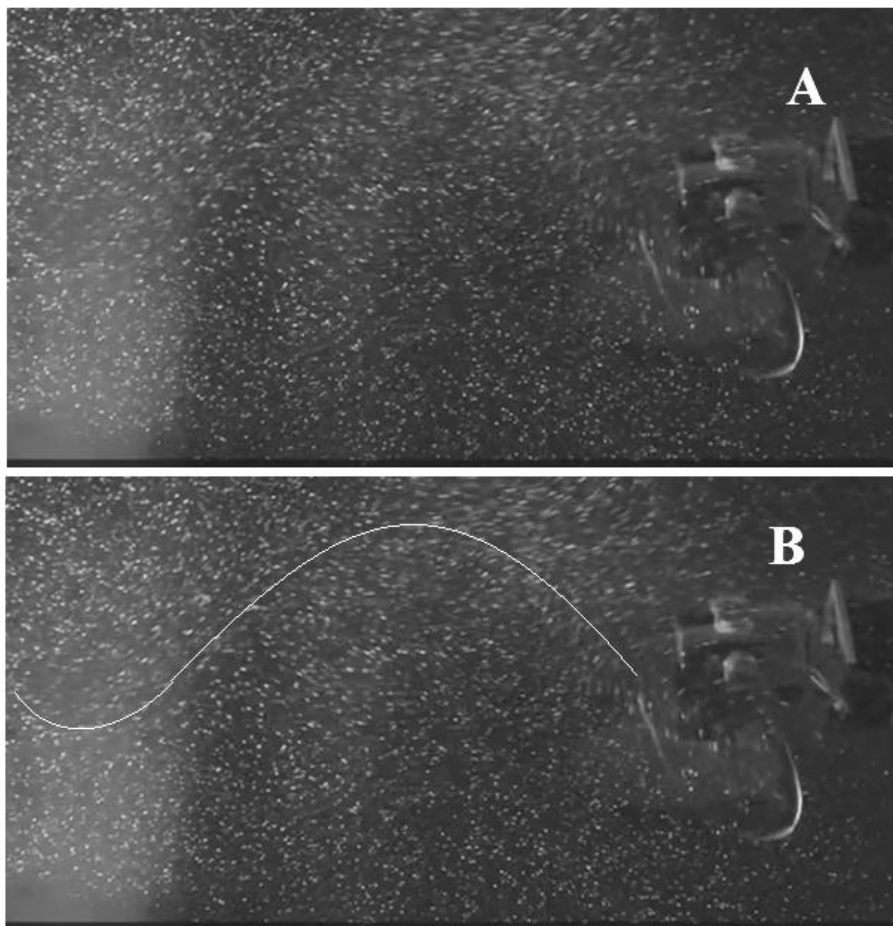


Рисунок 135 – За имитирующей машущее крыло мухи поверхностью в масле образуется характерный вихрь как разность скорости течения масла в объеме; на кадре А видно, что в объеме где имеет место высокая скорость течения масла мелкие частицы «смазаны»; на кадре В проведена линия вдоль объема, имеющего максимально высокую скорость течения (кадры из видеофрагмента Video courtesy of Florian Muijres Dickinson Lab., University of Washington, размещенного на <http://www.youtube.com>)

Связь между формированием вихревого следа за летящим насекомым в виде цепочки вихревых колец и видом локомоторной волны можно проиллюстрировать, если представить многообразие возможных вариантов локомоторной волны (рис. 102) не на плоскости, а в объеме. В этом случае становится очевидной, связь локомоторной волны и вихревого следа (рис. 136).

Существуют две модели описания пространственной структуры аэродинамического следа насекомого. Первая модель – модель сцепленных колец (Бродский, 1988; Brodsky, 1994). Вторая модель предполагает

раздельность колец (Гродницкий, 1996). Однако как первая, так и вторая модели не противоречат тому, что основой генерации вихревых колец является полетная локомоторная волна. При этом, сцепленные или раздельные вихревые кольца составляют след, который, вероятно, определяется параметрами локомоторной волны. В случае, если центром вращения при генерации локомоторной волны является центр тяжести тела, возможно формирование цепочки сцепленных вихревых колец (рис. 136 D). В других случаях вихревые кольца пространственно разобщены (рис. 136 A, C).

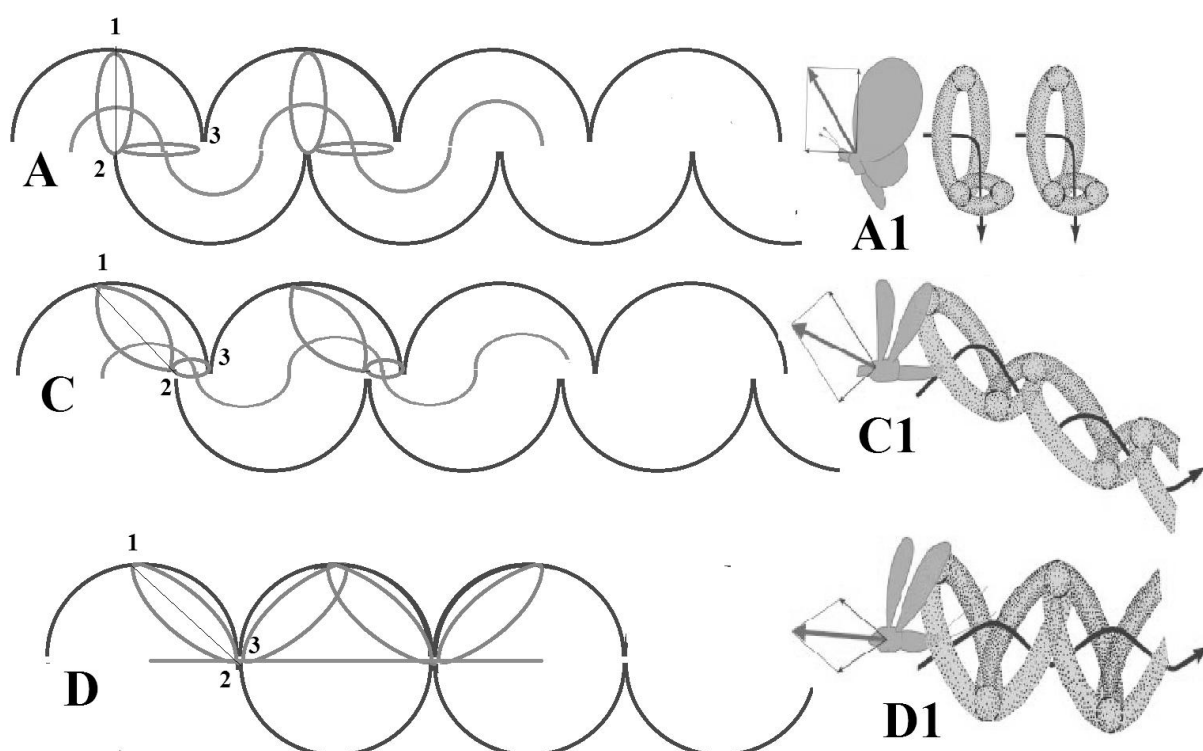


Рисунок 136 – Многообразие возможных вариантов полетной локомоторной волны (A-D) и предполагаемое Бродским (1997) изменение формы вихревого следа в процессе эволюции крылатых насекомых (A1-D1); A – вид локомоторной волны как результат вращения вокруг геометрического центра тела; D – вид локомоторной волны как результат вращения вокруг центра тяжести тела («колесо»); C – промежуточный вариант, когда центром вращения не являются центр тяжести или геометрический центр; точки 1, 2 и 3 – метки, позволяющие проследить изменения (фазовый сдвиг) при различных вариантах локомоторной волны

Представляемые исследователями различия между характером вихревого следа, как различные этапы эволюции полета насекомого (Бродский, 1997), на самом деле являются вариантами локомоторной волны. При этом сами варианты локомоторной волны никак не связаны с морфологической эволюцией машущего полета насекомых.

3.11.2. Ограничения, накладываемые жестким экзоскелетом насекомого на конструкцию колебательной системы

В полете насекомое не имеет жесткой опоры и представляет собой выделенную колебательную систему, взаимодействующую только гравитационно (с землей) и объемно (с окружающей воздушной средой). Характер двух этих взаимодействий определяется конструкцией колебательной системы, а основным параметром ее является частота колебаний. Как было показано в разделах 3.8.1-3.8.3, в основе генерации локомоторной волны лежит циклический процесс изменения формы, осуществляемый относительно геометрического центра и центра тяжести тела. У насекомых, имеющих жесткий экзоскелет, циклическая трансформация формы возможна только за счет изменения пространственного положения частей тела. Это основное ограничение, определяющее как симметрию отдельных частей тела, так и симметрию его пространственной конфигурации как целого. Именно жесткий экзоскелет и симметрия гравитационного поля Земли определяют минимальное количество частей, необходимое для циклической трансформации полетной формы насекомого, которое равно двум. В соответствии с этим, полетная форма – совокупность пространственных положений частей тела во время полета, которая состоит из двух симметричных комплексов частей тела. Первый комплекс – комплекс частей тела, постоянно меняющих свою пространственную ориентацию (ТПК – трансформируемый полетный комплекс). Второй – комплекс относительно неподвижных, как правило, более массивных частей тела (НТПК – нетрансформируемый полетный комплекс). ТПК и НТПК симметричны/асимметричны, с точки зрения пространственного распределения масс. Симметрия/асимметрия ТПК и НТПК определяется динамическими типами полетных форм (раздел 3.8.).

Отличительной особенностью полетных форм насекомых является то, что полетной формы, относящейся к пространственно стабилизированному типу, не бывает. Пространственно стабилизированная форма легко вращается относительно геометрического центра и центра тяжести, которые совпадают.

Данный тип динамической формы не может поддерживать устойчивый полет. В соответствии с этим, полетные формы насекомых относятся к трем пространственно не стабилизированным типам динамических форм.

НТПК представлен телом насекомого (с придатками). ТПК обычно представлен двумя или четырьмя крыльями. Однако, если рассматривать структуру НТПК и ТПК, то и в их структуре выполняются те же самые симметричные отношения, как и между ними. ТПК, как минимум, должен состоять из двух крыльев. Каждое крыло относится к пространственно не стабилизированной форме первого типа. Данный тип форм переориентируется в потоке по трем координатам, т.е. отдельное крыло движется по спирали. Соответственно правое крыло вращается по спирали против часовой стрелки, а левое – по часовой стрелке. Парное соединение в ТПК пространственно не стабилизированных форм третьего типа правого и левого вращения дают динамическую форму второго пространственно не стабилизированного типа («парашют»). Соответственно ТПК имеет свой геометрический центр и центр тяжести. При этом, необходимо обратить внимание на то, что ТПК имеет большую площадь и малую массу.

Если насекомое морфологически четырехкрылое, то тогда полетная форма имеет ТПК, представленную двумя подсистемами: ТПК1 – передняя пара крыльев и ТПК2 – задняя пара крыльев. Так как ТПК1 и ТПК2 относятся к пространственно не стабилизированной форме второго типа, то их объединение не приводит к изменению динамического типа, как в случае объединения (парного соединения) крыльев, относящихся к первому динамическому типу пространственно не стабилизированных форм. В связи с этим, ТПК1 и ТПК2 могут объединяться морфофункционально, т.е. формировать систему связей на уровне формирования морфологических сцепок или на уровне морфофизиологических связей. Но могут и оставаться относительно независимыми подсистемами ТПК.

В соответствии с тем, что ТПК относится к пространственно не стабилизированному второму типу форм, ТПК способен к активному

перемещению в пространстве только по вертикальной оси. Для получения возможности переориентации по двум осям необходимо, чтобы полетная форма насекомого относилась к третьему пространственно не стабилизированному типу. Это достигается объединением ТПК и НТПК. Как показали измерения, тело насекомого (без крыльев) относится к пространственно стабилизированному типу или пространственно не стабилизированному третьему типу. В том и другом случае вследствие объединения ТПК и НТПК образуется пространственно не стабилизированная форма третьего типа. В соответствии с этим, центр тяжести НТПК, как правило, смещен относительно геометрических центров дорсальной и латеральной проекций полетной формы. Данная особенность закреплена морфологически в определенном положении центра тяжести тела относительно крыловых сочленений (рис. 137-141).

В отличие от ТПК, НТПК имеет большую массу и относительно малую поверхность. В соответствии с этим, ТПК определяет геометрический центр, а НТПК – положение центра тяжести тела. Пространственная конфигурация указанных центров (надо помнить, что ТПК часто представлен ТПК1 и ТПК2) определяет конструкцию колебательной системы.

В связи с тем, что морфологический центр вращения ТПК и общий центр тяжести НТПК не совпадают, существующая асимметрия компенсируется асимметрией обмахиваемого пространства ТПК. В соответствии с этим, крылья летящего насекомого движутся по характерной траектории «восьмерки» или эллипсоидной траектории (рис. 137-141).

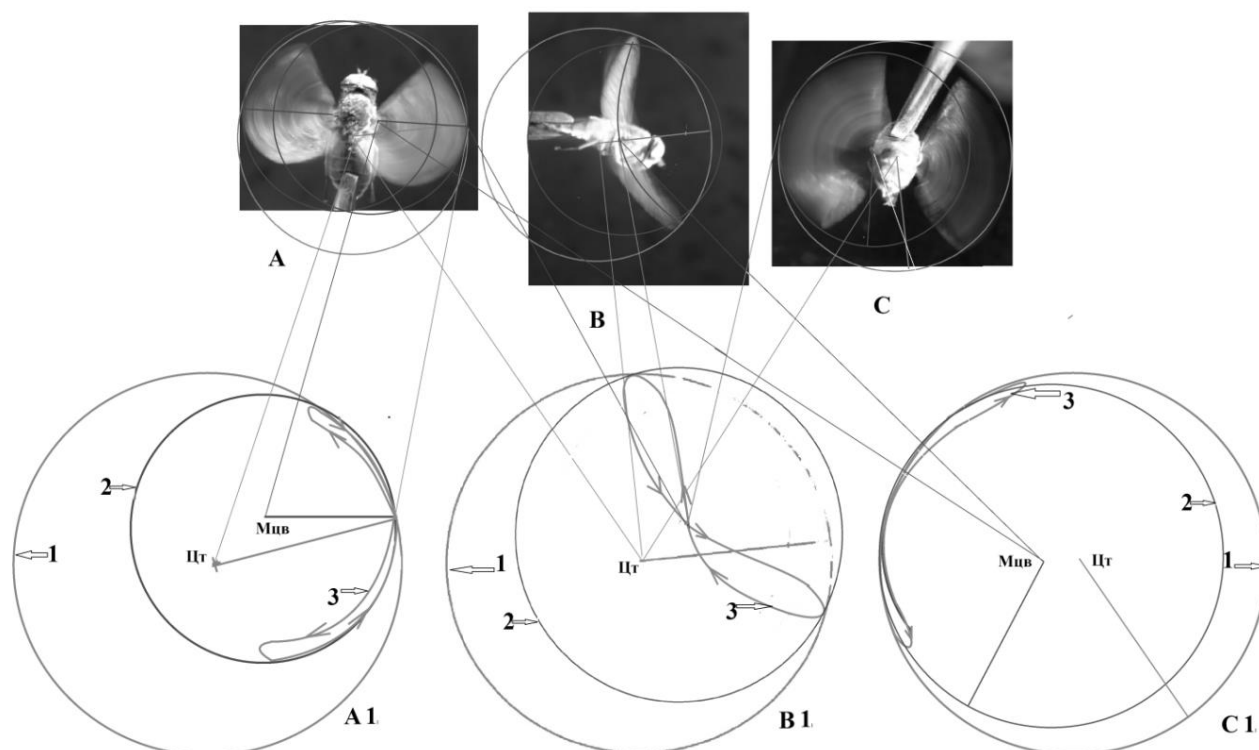


Рисунок 137 – Характер движения крыльев *Tabanus sp.*, компенсирующих несовпадение морфологических центров вращения (Мцв) крыльев и положения центра тяжести тела (Цт); А-С – проекции и соответствующие им проекции траектории движения крыла (А1-С1); 1 – поверхность сферы, центр которой совмещен с Цт и радиусом, равным расстоянию от Цт до кончика крыла в точке максимального на проекции удаления от Цт; 2 – радиус обмахиваемого крылом пространства; 3 – траектория движения кончика крыла по поверхности сферы

Смещение центра тяжести тела назад от точки крылового сочленения определяет наклон продольной оси тела во время полета. С наклоном продольной оси связана и сложность траектории движения крыла. При смещении центра тяжести тела под морфологический центр сочленения крыла траектория движения крыла упрощается, приближаясь к движению по круговому сектору. Такое смещение центра тяжести осуществляется или путем увеличения угла продольной оси тела к плоскости взмаха крыльев (рис. 139), как у жуков, или смещением центра тяжести максимально вперед за счет облегчения брюшка и относительного увеличения птероторокса и головы. Последний вариант реализуется у стрекоз и мух сирфид. Причем, у разнокрылых стрекоз Цт расположен между линиями, соединяющими сочленения передних и задних крыльев с телом (рис. 140).

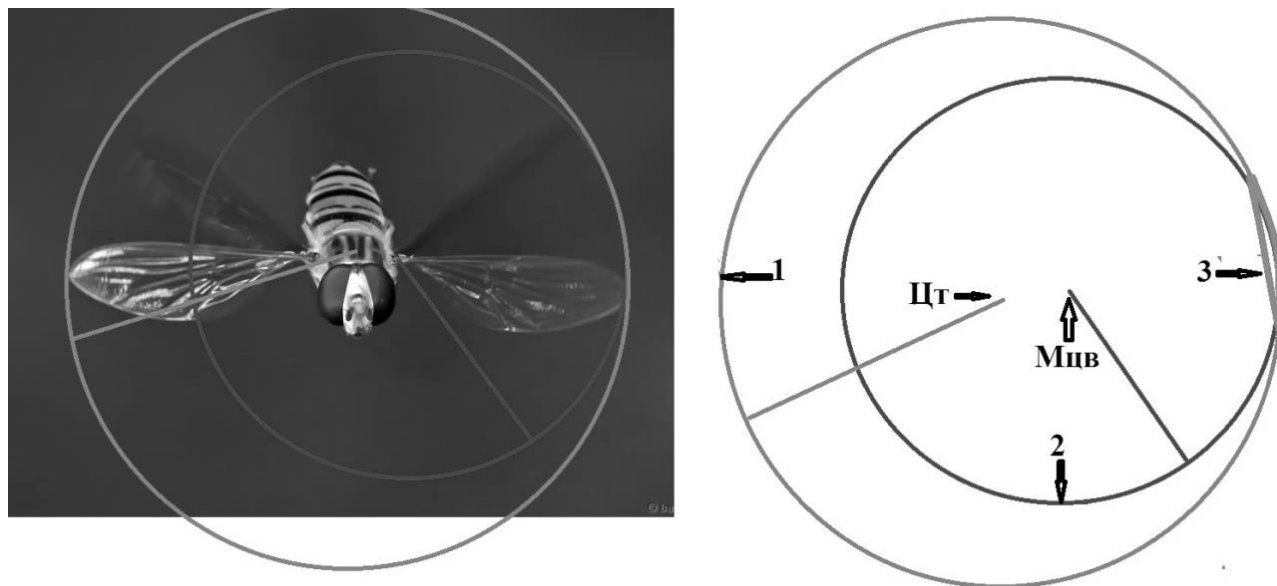


Рисунок 138 – Характер движения крыльев мухи сирфиды, компенсирующих несовпадение морфологических центров вращения (Мцв) крыльев и положения центра тяжести тела (Цт); 1 – поверхность сферы, центр которой совмещен с Цт и радиусом, равным расстоянию от Цт до кончика крыла в точке максимального на проекции удаления от Цт; 2 – радиус обмахиваемого крылом пространства; 3 – траектория движения кончика крыла по поверхности сферы

У сирфид центр тяжести расположен практически под линией, соединяющей точки сочленения крыльев с телом. Именно благодаря такому смещению Цт значительно упрощается траектория движения крыла сирфид. Наклон тела сирфид к линии горизонта в ховеринге минимален. Соответственно, уменьшается угол отведения крыла вперед/назад, и, следовательно, появляется возможность значительного увеличения частоты работы крыльев.

У стрекоз в результате смещения Цт вперед появляется возможность реализации противофазного типа полета. В данном случае, независимость ТПК1 и ТПК2 возрастает, так как они находятся по разную сторону от Цт тела.

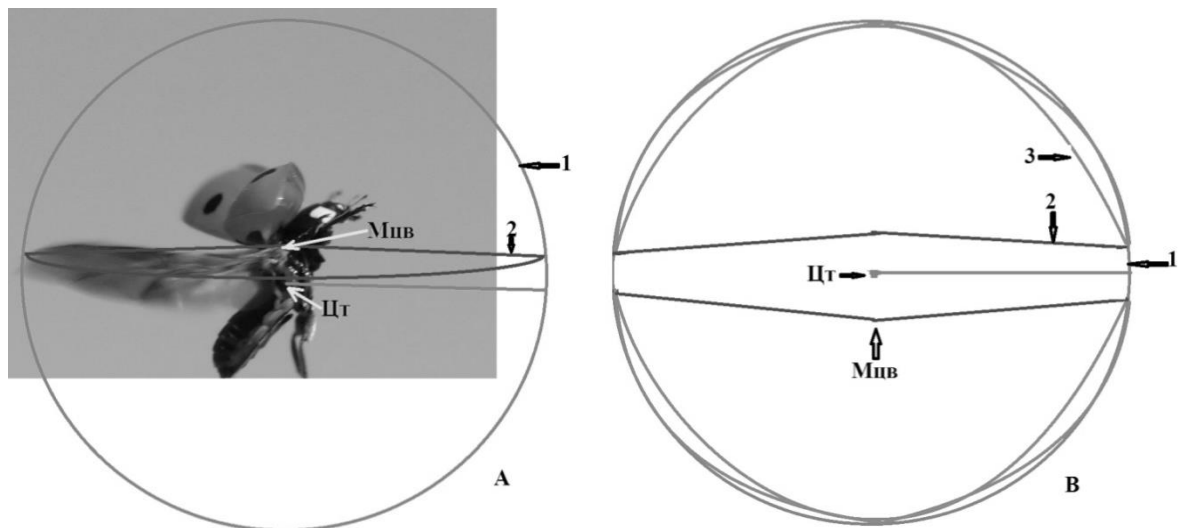


Рисунок 139 – Характер движения крыльев *Cocinella 7-punctata* L., компенсирующих несовпадение морфологических центров вращения (Мцв) крыльев и положения центра тяжести тела (Цт); 1 – поверхность сферы, центр которой совмещен с Цт с радиусом, равном длине крыла; 2 – радиус обмахиваемого крылом пространства; 3 – траектория движения кончика крыла по поверхности сферы

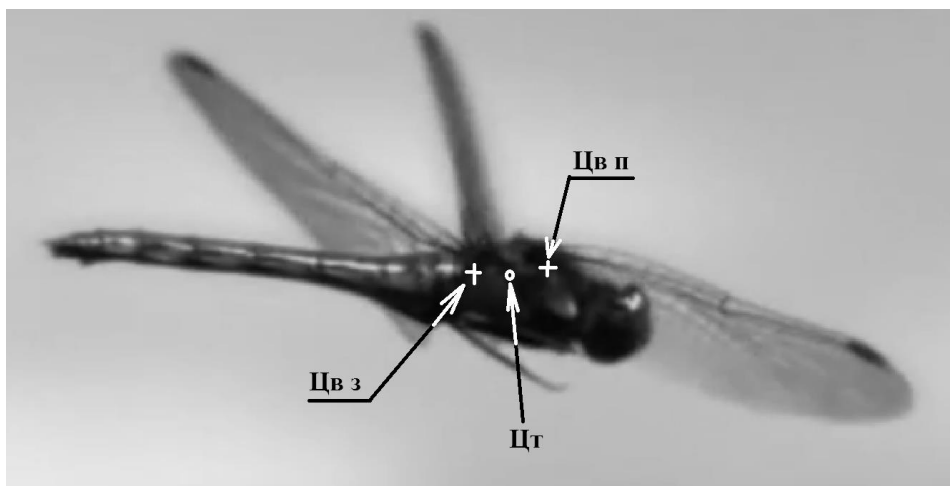


Рисунок 140 – Противофазный полет разнокрылой стрекозы; Цт – центр тяжести тела; Цв з – центр вращения задних крыльев; Цв п – центр вращения передних крыльев

У кузнечиков и саранчовых, имеющих массивное брюшко, точки сочленения крыльев лежат впереди центра тяжести тела (рис. 141). То же самое расположение центра тяжести характерно и для морфологически четырехкрылых, но функционально двукрылых ос и пчел, также имеющих тяжелое брюшко. Именно это определяет у кузнечиков и саранчовых синфазность полета, а у пчел и ос – функциональную двукрылость.

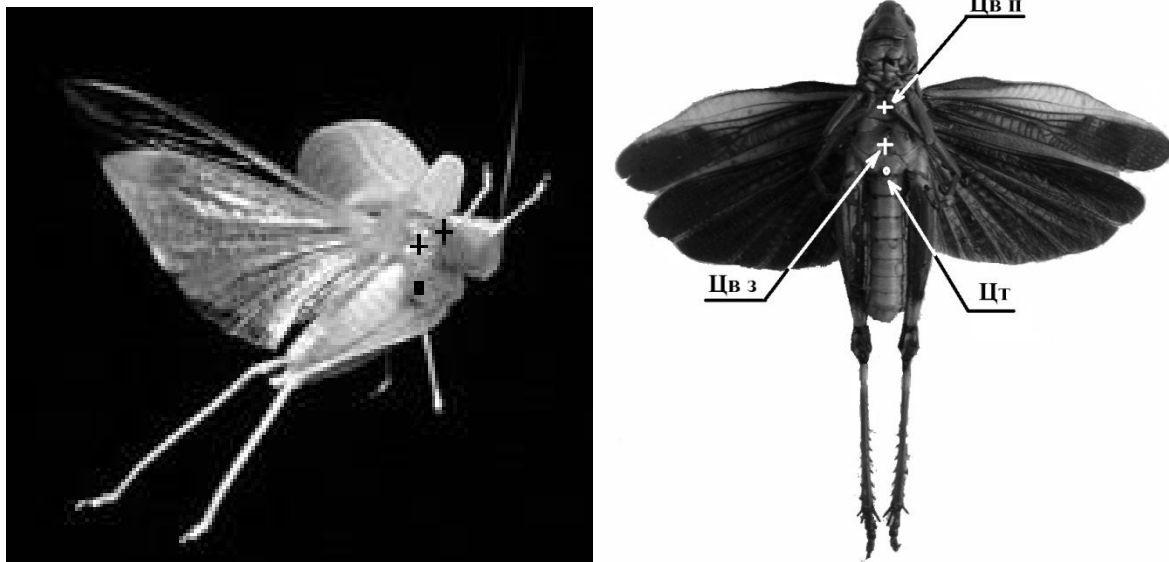


Рисунок 141 – Синфазный полет саранчовых и кузнечиков; Цт – центр тяжести тела; Цв з – центр вращения задних крыльев; Цв п – центр вращения передних крыльев

В результате указанных ограничений, накладываемых жестким экзоскелетом и симметрией гравитационного поля земли (форма конуса), возможно образования колебательных систем пяти типов (рис. 142).

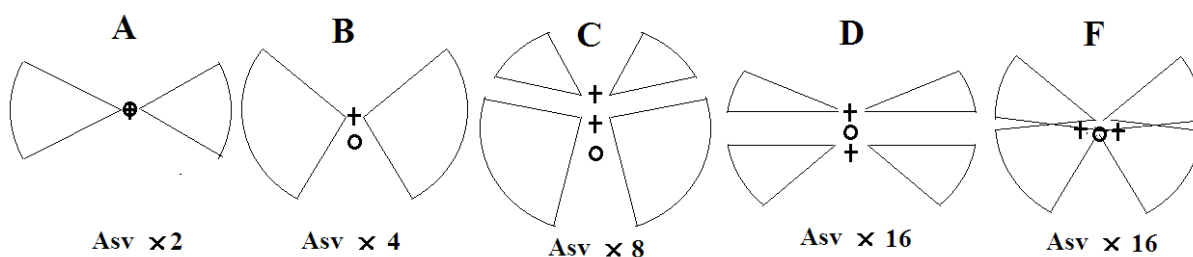


Рисунок 142 – Возможные варианты колебательных систем полетных форм насекомых (объяснения в тексте)

Колебательная система А (рис. 142 А) характеризуется максимальным сближением геометрического центра (Гц) ТПК (на рис. 142 обозначено крестиком) и центром тяжести тела (Цт) (обозначен кружком). В связи с максимальным сближением Гц и Цт область обмахиваемого пространства симметрична. Искажение симметрии области обмахиваемого пространства за счет изменения величин углов отведения правого и левого крыла является практически единственным механизмом управления полетом. При работе колебательной системы данной конструкции генерируется локомоторная волна, длина которой будет задаваться расстоянием от геометрического центра крыла до центра тяжести тела (Цт).

Колебательная система В (рис. 142 В) характеризуется расхождением Гц ТПК и Цт за счет смещения Цт назад. В связи с расхождением центров область обмахиваемого пространства искажается. Дорсовентральная проекция обмахиваемого крыльями пространства дисимметрична дорсовентральной проекции тела. Задний угол между обмахиваемыми полями меньше переднего угла. При работе колебательной системы варианта В генерируются два вида локомоторных волн. Одна волна генерируется колеблющимся крылом. Ее длина будет определяться расстоянием от геометрического центра крыла до Цт. Вторая волна генерируется телом насекомого, и ее длина задается расстоянием между Гц ТПК и Цт. Частоты генерируемых волн одинаковы, т.к. работает одна система мышц, задающая частоту биения крыльев, однако амплитуда и длина различны.

Колебательная система С (рис. 142 С) отличается от колебательной системы В добавлением еще одной пары крыльев. Таким образом, ТПК представлен ТПК1 и ТПК2, а система С представляет собой сдублированную систему В. В соответствии с этим, сохраняется искажение обмахиваемого пространства, которое, в свою очередь, делится на две области – область, обмахиваемую ТПК1, и область ТПК2. Важно отметить, что также дублируется и количество генерируемых локомоторных волн.

Колебательная система D принципиально отличается от системы С тем, что Цт смещается вперед (или максимально приближается) относительно Гц ТПК2. В соответствии с этим, при сохранении морфологически четырехкрылой схемы появляется возможность противофазного полета. При противофазном изменении ТПК1 и ТПК2 появляются дополнительно еще два центра вращения. Для ТПК1 дополнительным центром вращения будет являться Гц ТПК2, а для ТПК2 – Гц ТПК1. Реализация противофазного полета функционально равноценна дублированию колебательной системы С. В данном случае возникает ситуация, обратная объединению передней и задней пары, когда морфологически четырехкрылые насекомые являются функционально двукрылыми. Обратная ситуация выглядит так, как будто, морфологически

четырекрылые насекомые становятся функционально восьмикрылыми! Вероятно, с этим же явлением связана синхронизация работы крыльев в тандемах стрекоз (рис. 143).



Рисунок 143 – Пример фазовой синхронизации работы крыльев в тандеме стрекоз (фото Helmi Gloor с сайта <http://newsdj.ru/journalshowcomments.php>)

Колебательная система F отличается от всех выше описанных систем тем, что масса ТПК сопоставима с массой НТПК. Т.е. насекомые относительно более тяжелые имеют значительно больший объем обмахиваемый ТПК. В связи с этим, меняется центр вращения. Если в колебательных системах А-С НТПК намного превосходил массу крыльев, а в колебательной системе D ТПК достаточно тяжел относительно НТПК, то в системе F массы ТПК и НТПК отличаются меньше. Такая ситуация характерна для большинства групп чешуекрылых. Большие по площади крылья, покрытые чешуйками, меняют центр вращения. Вместо одного Цт, являющегося центром вращения, появляются два центра вращения, находящиеся между геометрическим центром правых или левых крыльев и Цт. В результате, так же, как и в колебательной системе D, имеет место противофазное колебание. Отличие состоит в том, что в системе F в противофазе колеблются не крылья, а геометрические центры правых и левых крыльев и центр тяжести тела, а точнее в противофазе колеблются ТПК1 и ТПК2. При этом необходимо заметить, что ТПК1 и ТПК2 – это не пара передних и пара задних крыльев. При ударе крыльями вниз тело бабочки движется вверх, и наоборот (рис. 144). На рисунке 144 видно, что, так называемый «порхающий» полет бабочки, сопровождается противофазным колебанием тела и концов крыльев. Однако, кроме этого, центры вращения при

ударе крыльями вниз и вверх не совпадают. При ударе крыльями вниз, благодаря наложению заднего края передних крыльев на передний край задних крыльев, переднее крыло объединяется с задним.

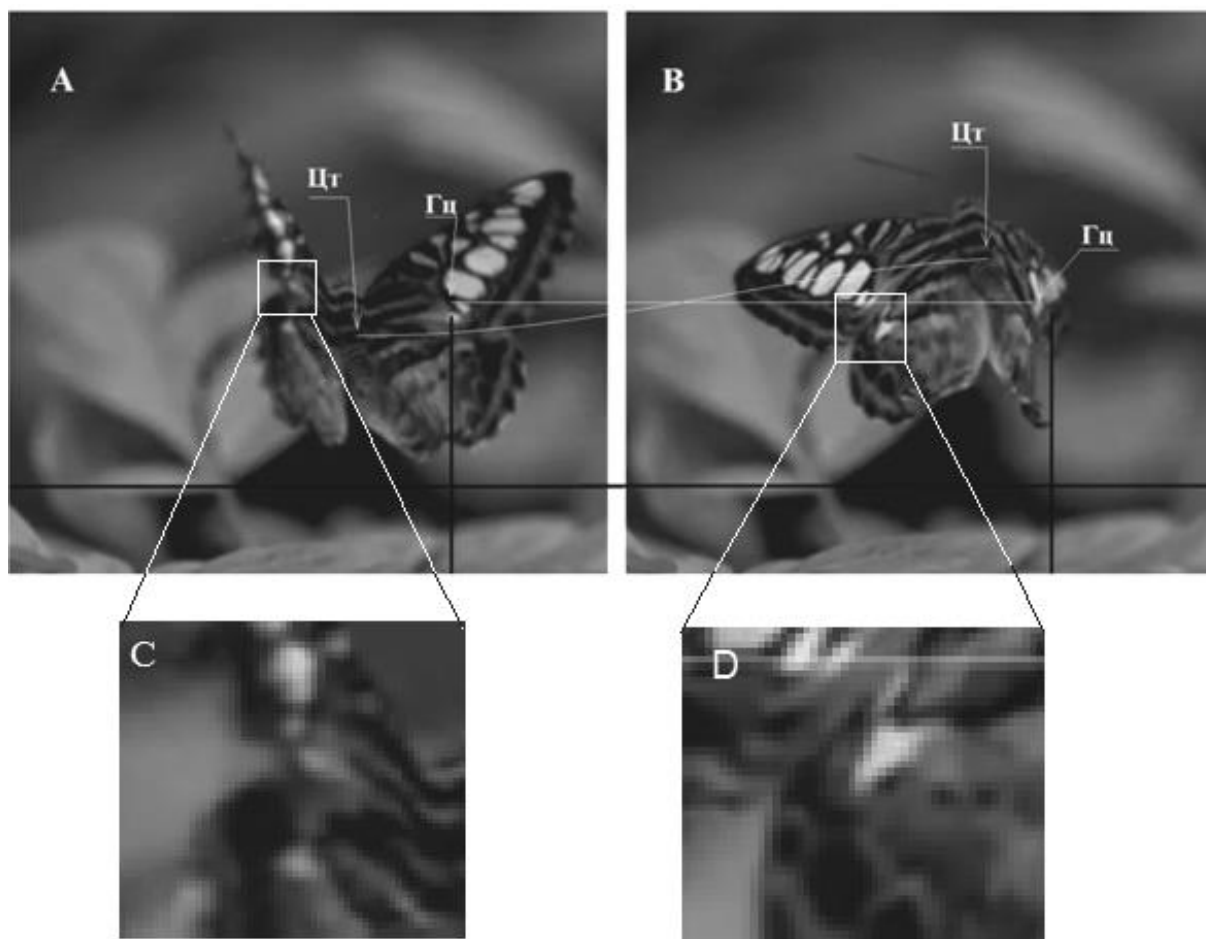


Рисунок 144 – Противофазное колебание центра тяжести тела бабочки (Цт) и геометрического центра (Гц) правой пары крыльев; А – конец фазы взмаха вверх (ТПК2); В – конец фазы взмаха вниз (ТПК1); ТПК1 – передние и задние крылья плотно прижаты между собой; ТПК2 – между передними и задними крыльями имеется щель; С – белое пятно на заднем крыле прикрыто задним краем переднего крыла, т.к. переднее крыло отведено максимально вверх и назад; D – белое пятно на заднем крыле открыто, т.к. переднее крыло отведено максимально вниз и вперед (кадры из видеофрагмента, размещенного на <http://www.youtube.com>)

Самым важным моментом является тот факт, что, как и в других типах колебательных систем, имеет место не только движение крыла вверх-вниз, но и движение вперед-назад. Это видно на рисунке 144 (С и D). При ударе крыльями вниз передняя пара отводится вперед, при этом площадь увеличивается за счет раздвижения частично накладывающихся передних и задних крыльев. При ударе крыльями вверх переднее крыло отводится назад, перекрывая при этом

часть площади заднего крыла и уменьшая суммарную площадь поверхности крыльев. Т.е. практически всегда при работе крыльев насекомого имеет место искажение симметрии обмахиваемого пространства. В результате рабочий цикл меняющейся формы, описанный в разделе 3.8.3., становится максимально эффективен для производства работы.

Очень часто для ТПК1 (мах вниз) характерна функциональная двукрылость (рис. 145 5-7). При ударе крыльями в верх (рис. 145 1-4, 8, 9) крылья работают синфазно, но раздельно, а для ТПК 2 (мах вверх) характерна функциональная четырехкрылость. В результате возникает противофазное колебание не крыльев, а различных ТПК. То же самое мы наблюдаем в колебательной системе D. В противофазе колеблются ТПК1 и ТПК2. В соответствии с этим, вероятно, волновой пакет, генерируемый колебательными системами D и F, может быть схож.

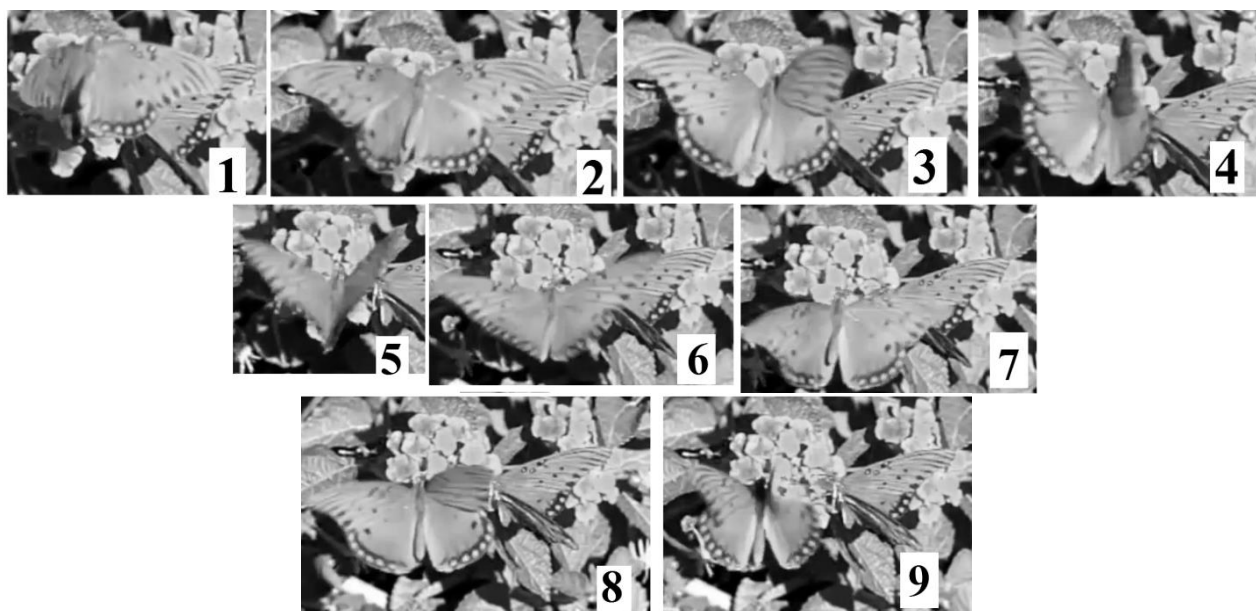


Рисунок 145 – Последовательные кадры съемки движения крыльев бабочек, порхающих над цветком; кадры 1-4 и 8, 9 запечатлили последовательные моменты движения крыльев вверх (ТПК2); на кадрах 3, 4, 8, 9 видно отставание задней пары крыльев от передней; на кадрах 5-7 – движение крыльев вниз (ТПК1), передняя и задняя пары плотно сомкнуты (кадры из видеофрагмента, размещенного на <http://www.youtube.com>)

3.11. 3. Связь скорости полета и частоты работы крыльев

Попытки связать частоту работы крыльев и максимальную скорость полета насекомых предпринимались неоднократно. На основании специально проведенных исследований Д.Л. Гродницким (1996) сделан вывод, что связь

между скоростью полета и частотой работы крыльев не выявлена. Даже с точки зрения обывателя понятно, что у зависающих над цветком бабочек бражника и бабочки капустницы, имеющих в этот момент практически нулевую скорость полета, частота работы крыльев отличаются значительно. Однако если мы сравним их максимальные скорости, то они также будут отличаться на порядок. Наблюдая за полетом шмеля можно легко убедиться, что шмель может менять как направление полета, так и скорость полета, практически не меняя частоты работы крыльев. Выходит, что вывод об отсутствии связи между скоростью полета и частотой работы крыльев верен?

Данный вывод верен только отчасти. Забегая несколько вперед, сообщим, что максимальная скорость полета насекомого зависит от параметров локомоторной волны. А частота локомоторной волны – один из важнейших параметров, ее определяющий, но не единственный. Есть и другие параметры, например, длина волны. Так что, если принять за основу волновую природу полета, то скорость полета, как минимум, должна определяться произведением частоты работы крылового аппарата насекомого на длину локомоторной волны. Если частота задается частотой сокращения мышц птероторокса насекомого и легко измеряется, например, при помощи стробоскопического эффекта, то проблема определения скорости полета сводится к проблеме определения длины локомоторной волны.

3.11.4. Длина локомоторной волны

Длина локомоторной волны задается различными вариантами колебательных систем полетных форм насекомых. Согласно принятой в работе модели движения (раздел 3.8.2.) длина шага (или длина локомоторной волны) определяется как $\lambda = 2 \cdot A_{sv}$; где λ – длина волны; A_{sv} – расстояние от центра тяжести тела до геометрического центра площади опоры.

В качестве площади опоры в полетной форме насекомого выступает площадь крыла. В соответствии с этим, величина A_{sv} может быть определена как расстояние от геометрического центра крыла до центра тяжести тела.

Определение геометрического центра крыльев различных насекомых позволило выявить общую закономерность его положения. Оказалось, что, если определять геометрический центр не отдельных крыльев, а совокупную площадь переднего и заднего крыла, то, не зависимо от формы крыльев, геометрический центр расположен на расстоянии около $\frac{1}{2}$ длины этой совокупной площади (рис. 146). Если сравнивать положение геометрического центра совокупной площади с положением геометрического центра отдельных крыльев, например, у стрекоз (рис. 58, 59), то геометрический центр переднего крыла стрекозы лежит ближе к вершине крыла, а геометрический центр заднего – смещен в сторону основания крыла. Т.е. геометрический центр совокупной площади есть усредненная величина.

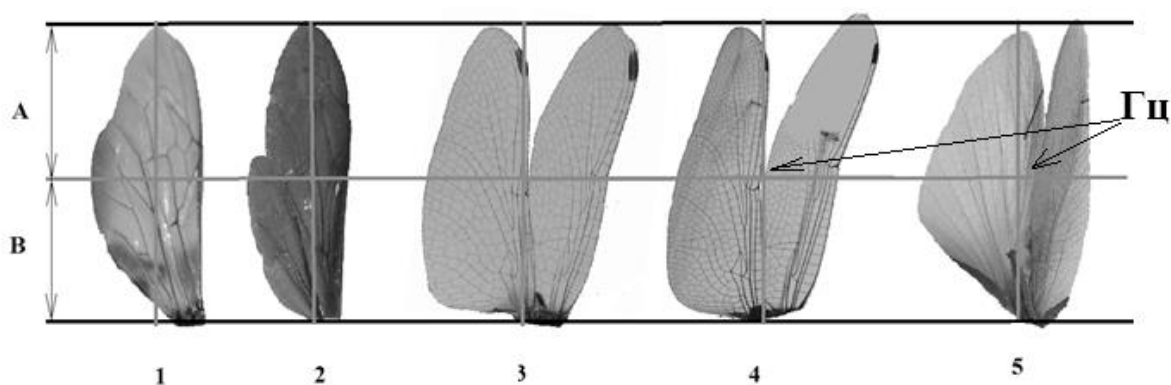


Рисунок 146 – Положение геометрического центра (Гц) крыловой поверхности различных морфологически четырехкрылых насекомых; $A=B$; А – расстояние от Гц до вершины крыльев; В – расстояние от Гц до основания крыльев; 1 – *Apis mellifera* L.; 2 – *Vespa* sp.; 3 – *Sympetrum flaveolum* L.; 4 – *Libellula* sp.; 5 – *Tettigonia cantans* Fussl.

Интересно отметить, что эта закономерность справедлива и для площади проекций, обмахиваемой крыльями насекомых, чья колебательная система относится к типу В (рис. 142 В, 147 В).

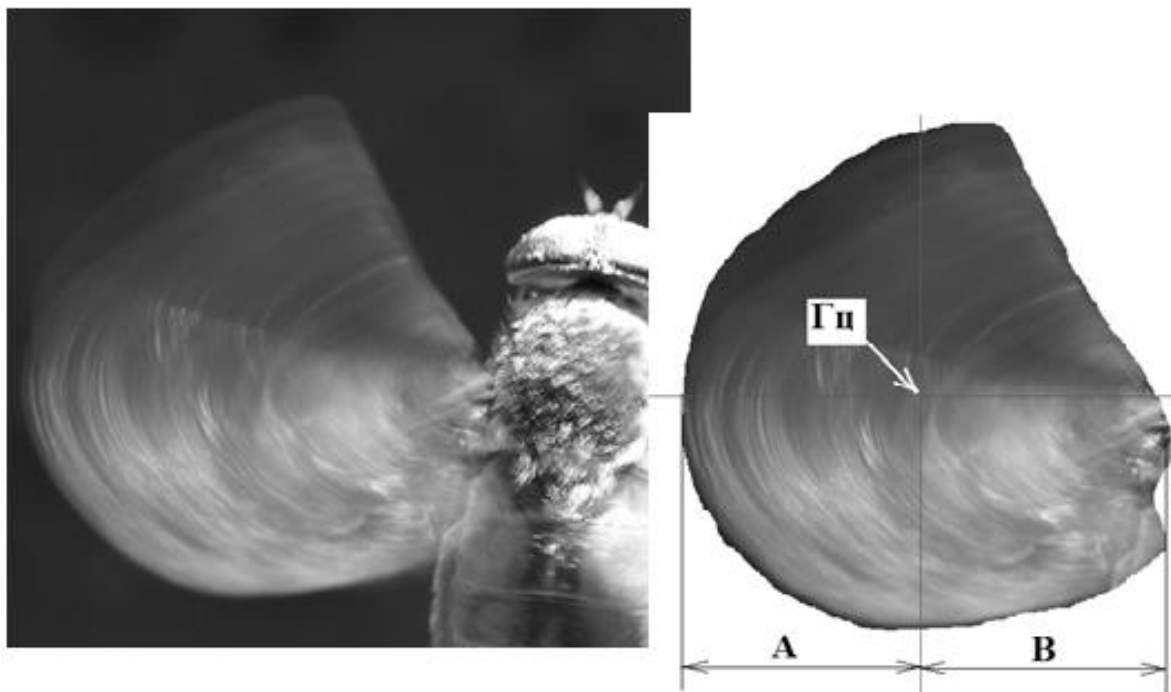


Рисунок 147 – Положение геометрического центра (Гц) площади, обмахиваемой крылом *Tabanus sp.*; $A=B$; А – расстояние от Гц до точки максимального удаления проекции от морфологической точки вращения крыла; В – расстояние от Гц до морфологической точки вращения крыла

Однако если сравнивать положение геометрического центра обмахиваемой площади, то, оказывается, он может смещаться в зависимости от обмахиваемого сектора (рис. 148). При этом, чем выше частота работы крыльев и меньше угол отведения крыла, тем дальше находится геометрический центр от морфологического центра вращения. Если предположить, что расстояние от центра тяжести до геометрического центра определяет длину полетной локомоторной волны, то насекомое, изменяя угол отклонения крыла, способно при неизменной частоте менять свою скорость за счет изменения длины волны. Т.е. имеет место своеобразное функциональное подобие автомобильной коробки передач.

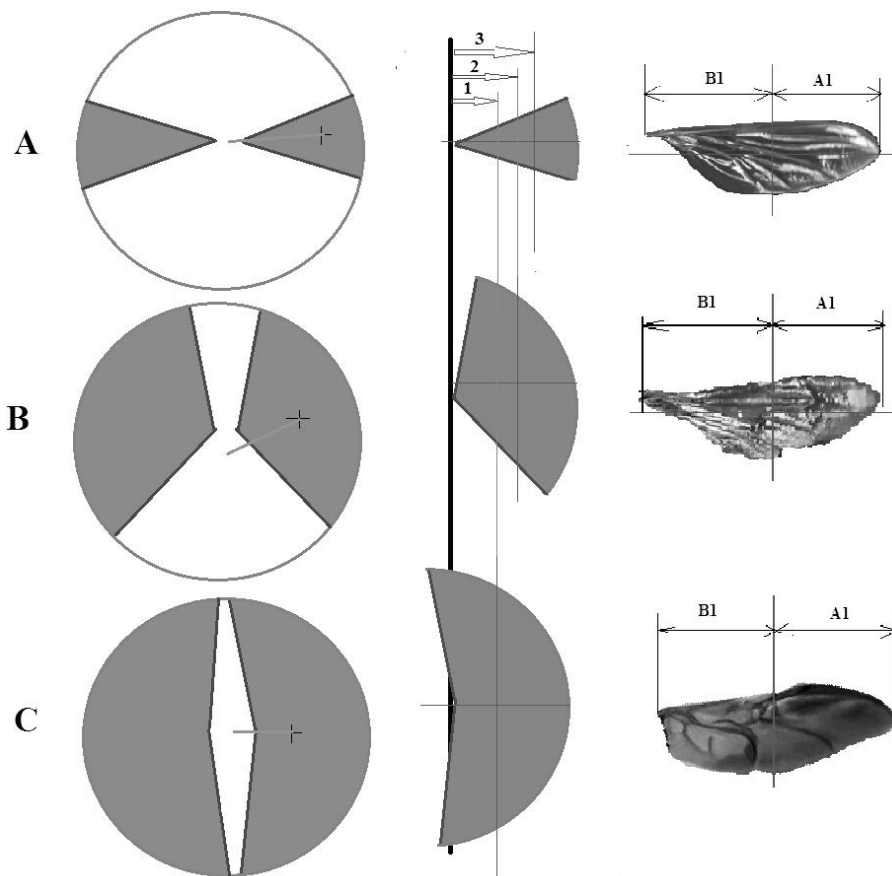


Рисунок 148 – Изменение расстояния от морфологического центра вращения крыла до геометрического центра Гц (отмечен крестиком) обмахиваемой поверхности в зависимости от площади обмахиваемого сектора; А – обмахиваемый сектор и крыло *Syrphus* sp.; В – обмахиваемый сектор и крыло *Apis mellifera*; С – обмахиваемый сектор и крыло *Coccinella 7-punctata*; $A1=B1$; $A1$ – расстояние от Гц до вершины крыла; $B1$ – расстояние от Гц до основания крыла

Таким образом, летящим насекомым может генерироваться целая гамма волн, имеющих одинаковую частоту и разную длину.

3.11.5. Интерференция локомоторных волн и скорость полета насекомых

Для проверки гипотезы связи скорости полета насекомого с параметрами локомоторной волны нами проведено определение фазовой скорости локомоторной волны насекомого. Фазовая скорость (V_p) определяется произведением длины волны (λ) на частоту (ν):

$$V_p = \lambda \cdot \nu.$$

Известно, что частота работы крыльев *Musca domestica* L. составляет около 330 взмахов в секунду. При этом, скорость мухи составляет около 7,2

км/ч или 2 м/с. Определенная нами величина Asv для *Musca domestica* L. составляет 3мм (рис. 149). В соответствии с этим, фазовая скорость локомоторной волны должна определяться как $V_p = 2 \cdot 3 \cdot 330 = 1980$ мм/с, или 1,98 м/с. Определенная таким образом V удивительно близка к известным значениям скорости полета для *Musca domestica* L.

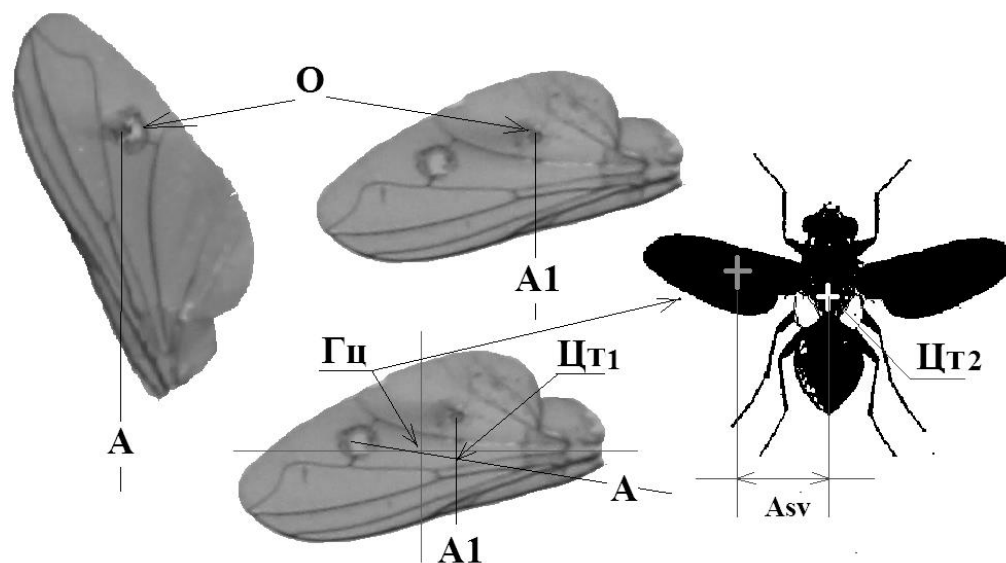


Рисунок 149 – Определение величины Asv для комнатной мухи *Musca domestica* L.; Гц – геометрический центр крыла; Гт1 – центр тяжести крыла; Цт2 – центр тяжести тела мухи; о – ось вращения; А-А1 – линии отвеса

Для малярийного комара *Anopheles maculipennis* величина Asv составляет около 1,8 мм, соответственно скорость V_p , определенная выше описанным способом при частоте работы крыльев около 500 взмахов/с, равна 1,8 м/с или 6,4 км/ч. Для комара это очень высокая скорость, позволяющая ему без труда преследовать быстро идущего человека. Данная величина, как и в случае с комнатной мухой, близка к известным скоростям движения малярийного комара (Свидерский, 1980). Отсюда можно сделать предположение о том, что скорость полета насекомого (V_p) равна фазовой скорости локомоторной волны (V_p).

Параметры определения значения Asv для пчелы *Apis mellifera* L. показаны на рисунке 150.

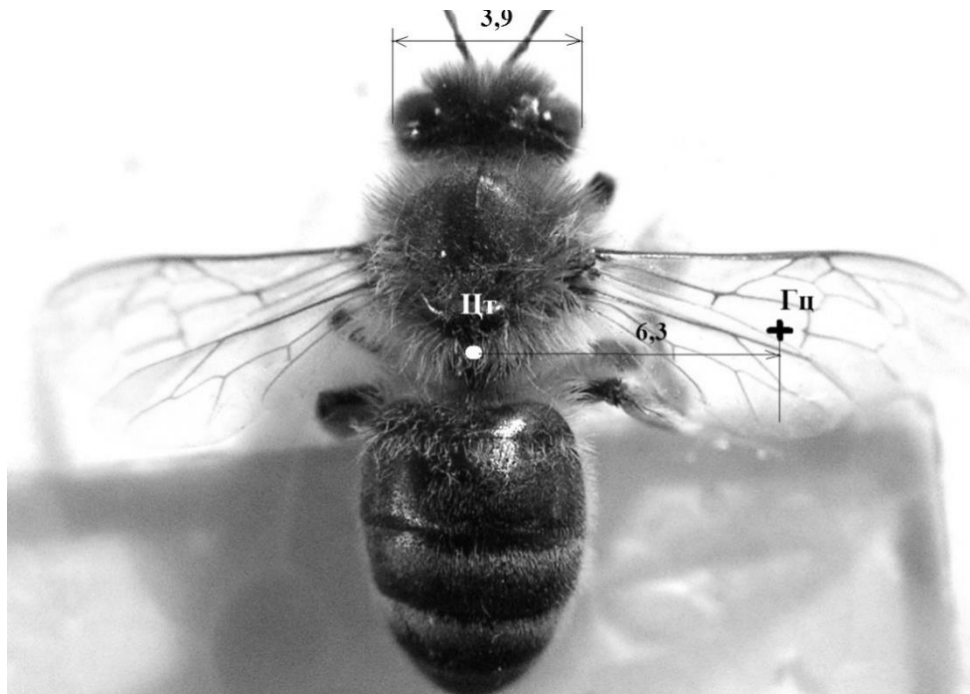


Рисунок 150 – Определение величины Asv (6,3 мм) для *Apis meliphera* L.: Гц – геометрический центр крыла; Цт – центр тяжести тела; 3,9 мм – ширина головной капсулы

Определение V_p при $Asv=6,3$ мм выше описанным способом для *Apis meliphera* L. дает значение 3,15м/с. Эта величина в два раза меньше скорости 6,3 м/с, известной для этого насекомого. Определение V_p для *Coccinella 7-punctata* L. показало, что фазовая скорость в четыре раза меньше, чем экспериментально определенная скорость полета насекомого, которая составляет около 4,8 м/с. Для стрекоз, летающих со скоростью около 7-10м/с при частоте работы крыльев около 20-28 взмахов в секунду, расчетная фазовая скорость локомоторной волны в 8 раз ниже указанной скорости полета!

Выявляемое несоответствие между известными скоростями полета насекомых (V_p) и вычисляемой фазовой скоростью (V_r) оказалось кратно 2, 4 и 8. При этом оказывается, что насекомые, у которых скорость полета равна фазовой скорости полетной локомоторной волны, имеют А вариант колебательной системы (рис. 142 А). Пчела, имеющая расхождение фазовой скорости (V_r) и скорости полета (V_p) в два раза, относится к насекомым с колебательной системой варианта В. Семиточечная коровка (*Coccinella 7-punctata*) относится к группе насекомых, обладающих колебательной системой варианта С, а стрекозы и многие бабочки, у которых скорость полета в 8 раз

превышает фазовую скорость, определяемую как $V_p = 2 \cdot A_{sv} \cdot v$, относятся к группе насекомых, имеющих противофазный тип полета и, соответственно, имеющих колебательную систему вариантов D и F (рис. 142 D, F).

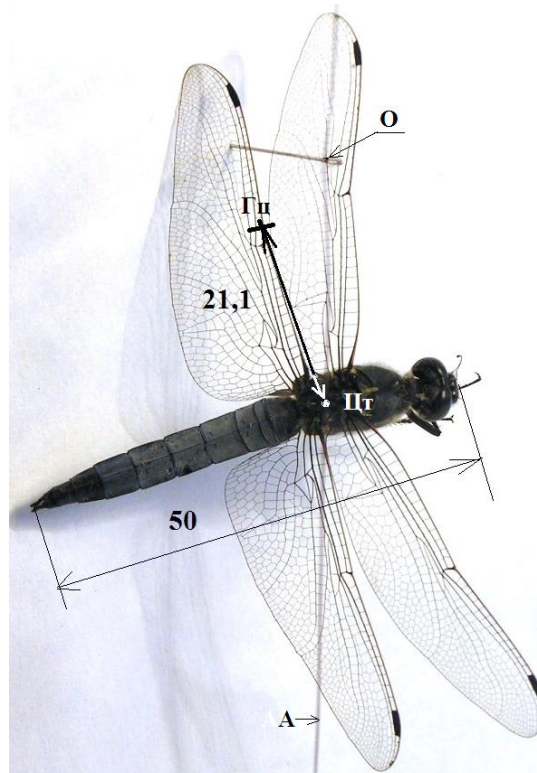


Рисунок 151 – Определение величины A_{sv} (21,1 мм) для *Orthetrum cancellatum* L.; Гц – геометрический центр крыловой поверхности определен как $\frac{1}{2}$ длины крыла; Цт – центр тяжести тела; О – ось вращения; А – линия отвеса

В соответствии с эмпирически установленным кратным соотношением между скоростью полета ($V_{п}$), фазовой скоростью (V_p) и принадлежностью насекомого к одному из вариантов колебательных систем, для вычисления $V_{п}$ необходимо ввести поправочный коэффициент k . В соответствии с этим, скорость полета насекомого может быть вычислена по формуле:

$$V_{п} = A_{sv} \cdot k \cdot v \cdot 10^{-3}$$

где $V_{п}$ – скорость полета насекомого в м/с;

A_{sv} – расстояние в мм от центра тяжести тела насекомого до геометрического центра крыловой поверхности;

k – коэффициент пропорциональности, равный 2, 4, 8 или 16;

v – частота работы крыльев.

Значения Asv , а также расчетные скорости полета некоторых видов насекомых отражены в таблице 13.

Таблица 13

Значения Asv и расчетные скорости полета некоторых видов насекомых

№ п/п	Вид	Asv , мм	Коэффициент k	Количество взмахов крыльями в секунду (v)	Расчетная скорость полета $Vп$, м/с
1	Комнатная муха <i>Musca domestica</i> L.	3	2	330	1,98
2	Комар малярийный <i>Anopheles maculipenis</i>	1,8	2	500	1,8
3	Слепень бычий <i>Tabanus bovinus</i> L.	7	4	200	5,6
4	Пчела <i>Apis mellifera</i>	6,3	4	250	6,3
5	<i>Bombus</i> sp.	9,5	4	140	5,3
6	<i>Vespa</i> sp.	14,4	4	110	6,34
7	Майский хрущ восточный <i>Melolontha hippocastani</i> F.	18	4	46	3,3
8	Жук-щелкун	3,5	4	120	1,7
9	Бражник осиновый <i>Amorpha tremulae</i> F.	18	8	85	12,2
10	Бражник молочайный <i>Celerio euphor2-ae</i> L.	24	8	85	16,3
11	<i>Coccinella 7-punctata</i> L.	6,6	8	91	4,8
12	<i>Harmonia axiridis</i>	8,4	8	90	6,05
13	Саранча перелетная <i>Locusta migratoria</i> L.	25	8	18	3,6
14	Златоглазка обыкновенная <i>Chrysopa carnea</i> Steph.	8	8	9	0,58
15	Капустная белянка <i>Pieris brassicae</i>	15	16	12	2,88
16	Желтушка луговая <i>Colias hyale</i> L.	13	16	8	1,66
17	Стрекоза решетчатая <i>Orthetrum cancellatum</i> L.	21,1	16	25	8,4
18	Стрекоза плоская <i>Libellula depressa</i> L.	23	16	20	7,36
19	<i>Libellula cyanea</i> Fabricius	21	16	22	7,39
20	Стрекоза желтая <i>Sympetrum flaveolum</i> L.	14	16	29	6,5
21	Коромысло <i>Aeschna grandis</i> L.	26	16	28	11,65

Для выяснения связи между скоростью полета насекомых и частотой взмахов крыльями необходимо выяснить физический смысл коэффициента пропорциональности k .

Основным содержанием указанного коэффициента, является кратное увеличение скорости полета насекомого относительно фазовой скорости локомоторной волны, вычисленной как произведение удвоенного значения Asv на частоту (v) работы крыльев. Физический смысл величины $2*Asv$ определяется как длина локомоторной волны (λ) (разделы 3.8.).

Единственным и широко известным эффектом, приводящим к увеличению или уменьшению скорости распространения волн, является явление интерференции. Суть явления – наложение волн, имеющих

одинаковую частоту, но разную (незначительно отличающуюся) длину. Результатом наложения таких волн является образование волнового пакета – модулированной волны, скорость которой отличается от фазовых скоростей слагаемых волн. Уравнения, описывающие волновое явление, не зависят от природы волны и одинаково применимы как для электромагнитных, так и для механических волн. Скорость модулированной волны определяется как групповая скорость (V_g). Связь V_g и V_p описывается следующим отношением:

$$V_g = V_p + \lambda(\Delta V_p / \Delta \lambda),$$

где V_p – фазовая скорость волны;

λ – длина волны;

ΔV_p – разность фазовых скоростей интерферирующих волн;

$\Delta \lambda$ – разность длин интерферирующих волн.

Однако, волна представляет собой перенос энергии без переноса среды, в которой она распространяется, в связи с чем некоторые авторы полагают, что групповая скорость не является скоростью переноса энергии. Согласно их представлениям, групповая скорость представляет собой скорость распространения интерференционной картины второго рода (Кулигин, Кулигина, Корнева, 2002). Согласно этим авторам, интерференционная картина на плоскости, перпендикулярной направлению распространения волн, является интерференционной картиной первого рода, а интерференционная картина, возникающая вдоль направления распространения волн, – интерференционная картина второго рода. Для скорости переноса энергии эти авторы предлагают следующее уравнение:

$$V_e = \frac{2V_p}{1 + V_p^2 / c^2},$$

где V_e – скорость переноса энергии;

V_p – фазовая скорость волны;

C – скорость света (для механических волн, имеющих несопоставимо меньшую скорость, чем скорость света, знаменатель в данной формуле будет равен единице).

Если предположить, что скорость полета насекомого ($V_{п}$) равна скорости переноса энергии механической волной (V_e), являющейся волновым пакетом, образующимся в результате явления интерференции, то физический смысл коэффициента k можно определить как удвоение скорости переноса относительно фазовой скорости (V_p) в результате явления интерференции. Кстати, если предположить, что скорость полета насекомого равна групповой скорости, то и в этом случае физический смысл коэффициента k остается неизменным.

В соответствии с этим, скорость насекомого, обладающего колебательной системой варианта В, будет в два раза выше, чем скорость насекомого с колебательной системой варианта А при сходных размерах и сходных частотах работы крылового аппарата. Связано это с тем, что при работе колебательной системы варианта В, генерируются два вида локомоторных волн одинаковой частоты, но разной длины, что вызывает явление их интерференции. В результате, распространяется не одиночная волна, а волновой пакет, скорость распространения которого в два раза выше фазовой скорости одиночной волны. Соответственно, для насекомых, обладающих колебательной системой варианта С, скорость должна возрасти в два раза по сравнению с насекомыми, генерирующими локомоторную волну по типу В. Вероятно, результатом явления интерференции полетных локомоторных волн является кратность коэффициента k .

Более простым объяснением кратности коэффициента k может быть масштабное явление. Масштабное явление может быть связано с длиной локомоторной волны, частотными характеристиками колеблющейся системы и ее размерами. Коэффициент k связывает размер насекомого с длиной локомоторной волны. Его кратность определяется числом A_{sv} , укладывающихся в $1/2$ длины локомоторной волны.

Если указанные связи скоростей полета насекомых с явлениями интерференции или масштабными ограничениями верны, то возникает определенное противоречие между направлением эволюции машущего полета и его эффективностью. В соответствии с имеющимися представлениями, эволюция машущего полета насекомых шла в направлении увеличения частот работы крылового аппарата и перехода от четырехмоторного к бимоторному полету (Свидерский, 1980; Гродницкий, 1996, 2000; Бродский, 1998). Вместе с этим, скорость полета насекомого, при прочих равных условиях, максимальна при противофазном полете, предполагающим функциональную четырехкрылость. Однако, решение данного противоречия далеко за рамками настоящей работы.

3.12. Обобщение законов движения и принципы организации форм насекомых

Главный вывод, который мы можем сделать, рассмотрев различные способы локомоции насекомых, состоит в том, что гравитационный фактор, являющийся источником кинетической энергии, во многом определяет общую конструкцию организма или габитус. Габитуальные особенности различных жизненных форм, по сути, являются различными вариантами реализации их движения. В связи с тем, что основой функционирования открытой неравновесной системы, каковой является организм, служит вещественно-энергетический поток, осуществляемый в биогеоценозе, принципы, лежащие в основе его возникновения и поддержания, едины на всем протяжении многообразия элементов, его составляющих. В связи с этим, существуют общие принципы организации форм организмов, как элементов биогеоценоза, осуществляющих поток.

Первый принцип организации форм. Организм динамически асимметричен. Геометрическая симметрия связана с динамической асимметрией организма. Симметрию организма, в данном случае, мы понимаем, прежде всего, как симметричное распределение масс тела, на фоне

которого формируется симметрия органов и структур. Уменьшение осей симметрии есть результат морфофункциональной дифференциации и перераспределения масс тела на фоне пространственной ориентации свойств формы. Принцип давно описан как процесс эволюционного преобразования формы организмов от форм, пространственно не ориентированных, с многолучевой симметрией до форм, строго ориентированных в пространстве, билатерально симметричных и форм асимметричных, вернее, составленных из симметричных элементов, различно ориентированных в пространстве (многие моллюски и модулярные организмы). Количество осей симметрии является отражением уровня сложности форм, что определенно показано В.Н. Беклемишевым (1994).

Обратной стороной геометрической симметрии является динамическая асимметрия, выражающаяся в несовпадении центра тяжести тела и геометрических центров его проекций в трехмерном пространстве. Величина несовпадения (расхождения) проекций центров определяется как Asv .

При рассмотрении различных способов локомоции было показано, что длина локомоторной волны определяется как удвоенная величина Asv (расстояние между геометрическим центром и центром тяжести тела). Однако интересно отметить, что значения Asv связаны не только с волновыми свойствами тела, но и с его симметрией, и, в частности, с геометрической симметрией тела. Указанную связь между величиной динамической асимметрии Asv и геометрической симметрией тела удобно рассмотреть на модели, описанной в разделе 3.8.2.

Изменение расстояния между геометрическим центром проекции и центром тяжести тела (Asv) в ряду изменения форм, составленных разными по размеру шарами, отражено на рисунке 69 в разделе 3.8.2. Однако если мы будем из шаров составлять различные формы, как это делал в свое время Иоганн Кеплер для объяснения гексагональной формы снежинок, то можем наблюдать, как будет изменяться симметрия тел, составленная шарами

различного размера, и, следовательно, в парах, имеющих различные значения Asv (рис. 152, 153).

При осевой симметрии тела возможны любые значения Asv – от 0 до 1. Такие тела в рассматриваемой модели представлены формами, составленными двумя шарами. Ось симметрии проходит через геометрические центры шаров (рис. 153 А). При этом, геометрический центр любой проекции такого тела лежит на оси симметрии. На этой же оси лежит и центр тяжести, определяемый как объемный центр. Указанные центры при любых отличиях в размерах шаров не совпадают. Форма такого тела соответствует симметрии конуса или симметрии гравитационного поля земли. В соответствии с этим, активное движение подобного тела возможно только в вертикальной плоскости (см. третий принцип организации форм). Движение в горизонтальной плоскости становится возможным в случае искривления конуса (наклона оси). В этом случае тело становится билатерально симметричным. Т.е. билатерально симметричные тела могут иметь максимальные значения Asv .

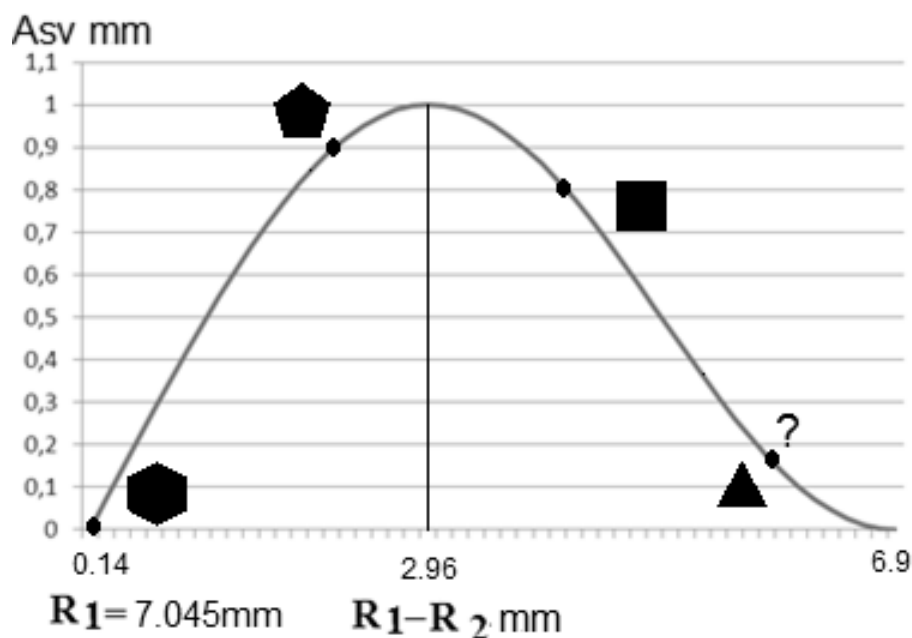


Рисунок 152 – Связь изменения расстояния между геометрическим центром проекции и центром тяжести тела (Asv) (динамическая асимметрия) с геометрической симметрией форм (объяснения в тексте)

У тел, составленных шарами, совпадение центра тяжести и геометрического центра проекции возможно только при одном условии, когда шары, составляющие форму, равны. В этом случае $Asv=0$. При $Asv=0$ появляется возможность существования как объемной, так и плоскостной фигур, составленных одинаковыми шарами. Такие фигуры соответствуют гексагональному типу симметрии. $Asv=0$ в силу того, что площади проекции шаров (S) равного размера и их объемы (V) равны, т.е. $S_1=S_2$ и $V_1=V_2$, соответственно, $S_1/S_2=1$ и $V_1/V_2=1$.

Кроме указанного условия есть еще три значения Asv , при которых возможно существование симметричных плоскостных и объемных фигур. Это $Asv=0,9$, $Asv=0,8$ и $Asv=0,15$. Таких значений Asv достигает при условиях, когда $S_1/S_2=2$; 6 и 8, соответственно.

При условии, когда $S_1/S_2=2$, возникает пентагональный вид симметрии. Так как речь идет о проекциях шаров, то указанная зависимость имеет место при условии, что объемные центры шаров лежат в одной плоскости. Кубический вид симметрии возникает при условии, когда $S_1/S_2=6$ (рис. 153 С).

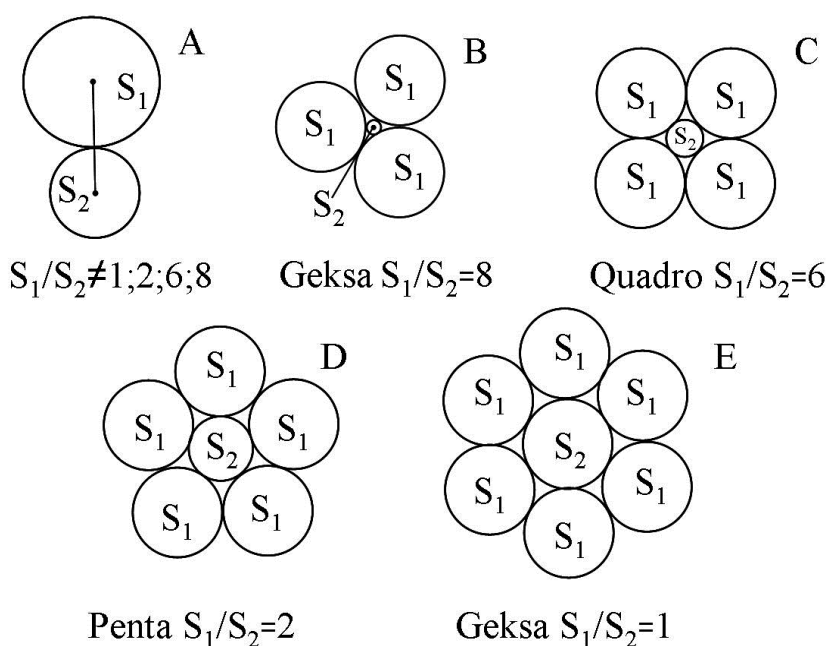


Рисунок 153 – Возможные виды симметрии, возникающие при различных отношениях площадей проекций шаров, объемные центры которых лежат в одной плоскости (объяснения в тексте)

У тетраэдра не выполняется условие принадлежности объемных центров шаров, его составляющих, к одной плоскости.

Из возможных видов геометрической симметрии, получающихся в рассматриваемой модели, только для осевого (билатерального) и пентагонального видов симметрии отсутствует дальний порядок. Эти же виды симметрии характеризуются максимально возможными значениями Asv . Для осевой симметрии возможно значение $Asv=1$. Для пентагонального вида симметрии $Asv=0,9$. Для кубической и гексагонального видов симметрии значения $Asv=0,8$ и 0 , соответственно. Также незначительно значение величины динамической асимметрии и для других видов симметрии, предполагающих дальний порядок и определяющих свойства однородной среды.

Привлекает внимание тот факт, что осевая симметрия соответствует симметрии конуса, т.е. симметрии гравитационного поля Земли, а билатеральная симметрия с легкостью получается за счет искривления конуса. Пентагональный вид симметрии характерен для выделенных из пространства конечных тел.

Сопоставив тот факт, что симметрия конуса, билатеральная и пентагональная симметрии характерны для объектов живой природы, характеризующихся высокой подвижностью, с тем, что значения Asv достигают величины $0,9$ и более, можно сделать предположение о громадном значении динамической асимметрии для движения организмов. Принцип динамической асимметрии является обязательным условием существования живых организмов. При этом, динамическая асимметрия организма определяется симметрией гравитационного поля земли как часть системы взаимодействия организм-окружающая среда.

Второй принцип организации форм живых организмов – принцип пассивной стабилизации пространственной ориентации организма. Суть этого принципа сводится к тому, что все части организма формируются строго сбалансировано по моменту сил относительно центра тяжести тела. Этим достигается минимизация энергетических затрат организма на поддержание

стабильного положения тела в пространстве. Гравитация, в силу постоянства своего действия на все биологические конструкции, отражена в каждой из них в виде системы сбалансированных по моменту силы масс, что в свою очередь является сквозным принципом организации существующего многообразия форм организмов.

Третий принцип организации форм. Возможная пространственная конфигурация неподвижного организма определяется формой его подвижно сочлененных частей и отвечает условию, при котором сумма моментов сил относительно центра тяжести равна нулю. Такому условию отвечает форма, у которой геометрический центр всех проекций совпадает с проекциями центра тяжести тела. Такая форма относится к динамическому типу **пространственно стабилизированных форм** (раздел 3.8.1.).

Четвертый принцип. Движение организма – переход из одного динамического типа формы в другой. Движение организмов в пространстве осуществляется за счет перехода пространственно стабилизированного типа формы в форму пространственно не стабилизированного типа и обратно, а также за счет изменения ориентации пространственно не стабилизированных форм в гравитационном поле земли.

К пространственно не стабилизированному динамическому типу форм относятся формы, у которых геометрический центр хотя бы одной из проекций не совпадает с проекцией центра тяжести тела (суммарный момент сил не равен нулю) (раздел 3.8.1.).

В соответствии с мерностью пространства, существует три динамических типа пространственно не стабилизированных форм организмов.

К **пространственно не стабилизированным формам первого динамического типа** относятся формы, у которых геометрический центр не совпадает с проекцией центра тяжести на трех проекциях. В процессе движения переориентация такой формы идет по трем координатам (например, движение по спирали и пропеллирующий полет).

К пространственно не стабилизированным формам второго динамического типа относятся формы, у которых геометрический центр не совпадает с проекцией центра тяжести на двух проекциях. В процессе движения переориентация пространственно не стабилизированной формы второго типа идет по одной координате (например, парашютирование).

У пространственно не стабилизированных форм третьего динамического типа геометрический центр проекций не совпадает с проекцией центра тяжести только на одной проекции. Такая форма переориентируется по двум координатам (например, планирование) (раздел 3.8.1.).

Пятый принцип организации форм. При членении формы все образующиеся части (другие формы) получают такую пространственную ориентацию, что их сумма равна пространственной ориентации исходной формы. В качестве иллюстрации данного принципа можно привести несозревшие крылатки клена, которые соединены попарно, образуя пространственно не стабилизированную форму второго динамического типа. При созревании форма распадается на две крылатки – пространственно не стабилизированные формы первого динамического типа, пространственная ориентация которых противоположна. Другим примером является форма тела и крыльев планирующего насекомого, которые совместно образуют форму пространственно не стабилизированного третьего типа.

Данный принцип важен для описания сложных форм унитарных организмов и их динамики по геометрическим центрам подвижно сочлененных частей, а также модулей относительно центра тяжести всего модулярного организма.

Шестой принцип организации форм. Форма, движение и масса живого организма связаны между собой, как триединое качество. Принцип является следствием закона сохранения энергии и симметрии. Данный принцип фундаментален и запрещает проявление таких явлений, как изменение формы, движение или изменение массы живого организма при неизменности двух

других. Другими словами, форма организма не может измениться при неизменности массы и отсутствии движения. Соответственно, изменение массы обязательно сопровождается движением или изменением формы. И наоборот. Принцип взаимосвязи формы движения и массы отражен на схеме (рис. 154).

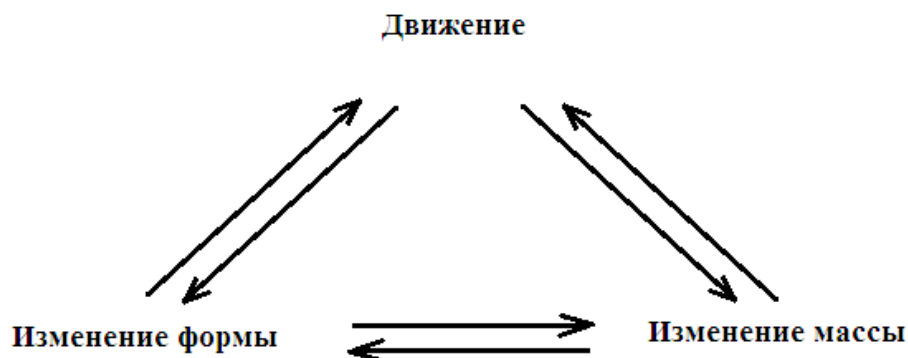


Рис. 154 – Взаимосвязь формы, движения и массы

Для иллюстрации взаимосвязи формы, массы и движения рассмотрим ряд преобразования форм, составленный всего двумя формами: однородным шаром и однородным кубом. В рассматриваемой модели шар и куб не меняют внутреннюю структуру, в соответствии с этим, значение плотности остается неизменным ($\rho=1$), также неизменно совпадение объемного центра и центра масс. Так как движение, по сути, является смещением центра тяжести тела в пространстве, то увеличение массы тела без изменения формы обязательно приводит к его смещению в пространстве относительно любой произвольной точки тела, не совпадающей с центром тяжести. В свою очередь, изменение формы без пространственного смещения центра тяжести тела возможно только на фоне изменения массы. На рисунке 155 А отражен процесс последовательного перехода шара в куб при неизменном положении центра тяжести. При этом масса тела закономерно возрастает. На рисунке 155 В отражен переход куба в шар при условии сохранения массы. Рисунок 155 С отражает процесс изменения массы и смещения центра тяжести при неизменности формы тела.

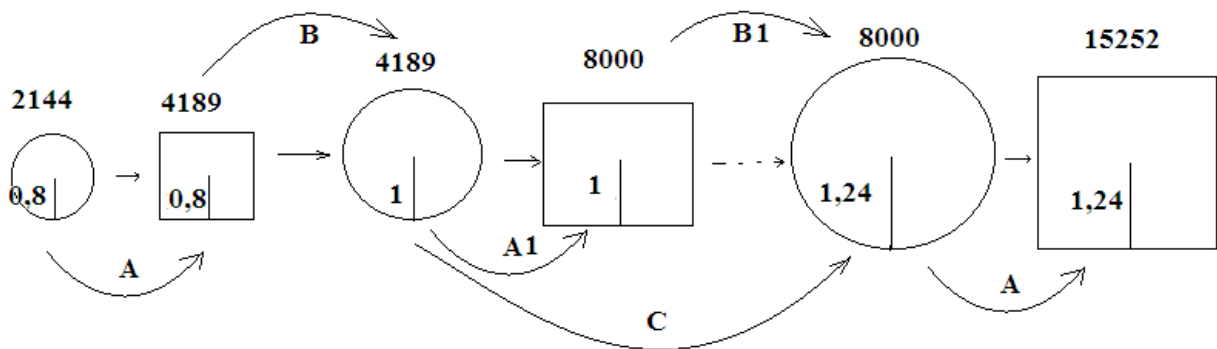


Рисунок 155 – Взаимосвязь формы, массы и положения центра тяжести в ряду преобразования форм; А – шар с радиусом 0,8 м, массой 2144 кг переходит в куб при неизменном положении центра тяжести; В – куб массой 4189 кг при высоте положения центра масс 0,8 м переходит в шар той же массы, при этом центр масс смещается и радиус шара становится равным 1м; С – шар массой 4189 кг и радиусом 1 м переходит в шар радиусом 1,24 м и массой 8000 кг; данный процесс аналогичен результату двух последовательных процессов А1 и В1

Изменение формы сопровождается изменением энергии. Потенциальная энергия формы меняется при изменении пространственной ориентации формы в гравитационном поле. В рассматриваемой модели потенциальная энергия формы может быть отражена как положение центра тяжести тела. В соответствии с этим, $E_p = mgh$, где E_p – потенциальная энергия формы, m – масса тела, g – ускорение свободного падения, h – расстояние от уровня опоры до центра тяжести тела. Характер изменения формы массы и энергии в ряду преобразования форм показаны на рисунках 156-158.

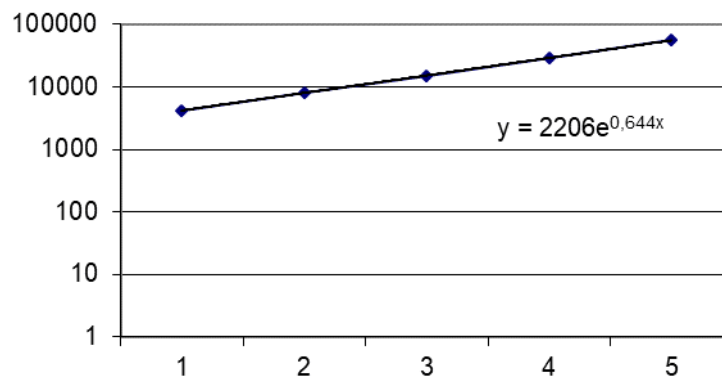


Рисунок 156 – Изменение массы в ряду преобразования форм (четные – шары, нечетные – кубы)

Обобщенно взаимосвязь массы движения и формы отражена на рисунке 157.

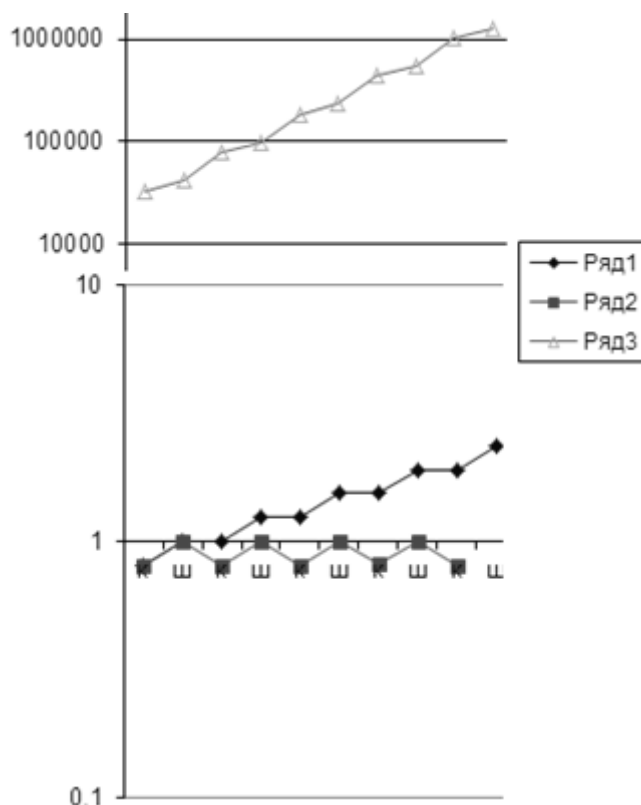


Рисунок 157 – Изменение потенциальной энергии (Ряд 3) в ряду преобразования форм; Ряд 1 – изменение положения центра тяжести в ряду преобразования форм; Ряд 2 – ряд преобразования форм (отношение R куба/R шара)

Таким образом, в организме, как открытой термодинамически не равновесной системе, одновременно реализуются три взаимосвязанных процесса: изменения массы, формы и движения (рис. 158). В зависимости от условий и на различных этапах развития и функционирования организма тот или иной процесс получает максимальное или минимальное выражение. У насекомых наличие жесткого экзоскелета значительно канализирует течение указанных процессов. Причина канализированности у насекомых преобразования массы, движения и формы обусловлена практически нерастяжимой внешней хитиновой оболочкой тела. У насекомых с жестким экзоскелетом сильно ограничена возможность изменения массы тела без изменения его формы (рис. 158 С). Канализированность связи формы, движения и массы у насекомых наиболее отчетливо проявляется в двух ярко выраженных явлениях. Первый процесс (рис. 158 А) – преобразование формы на фоне изменения массы – процесс метаморфоза. Второй процесс (рис. 158 В) – высокая подвижность. Громадные (относительно размера) скорости движения

насекомых достигаются благодаря изменению формы их тела за счет изменения пространственного положения подвижно сочлененных жестких частей экзоскелета. Именно значительное ограничение процесса С (рис. 158 С) является основой высокой скорости и эффективности процессов А и В (рис. 158 А, В).

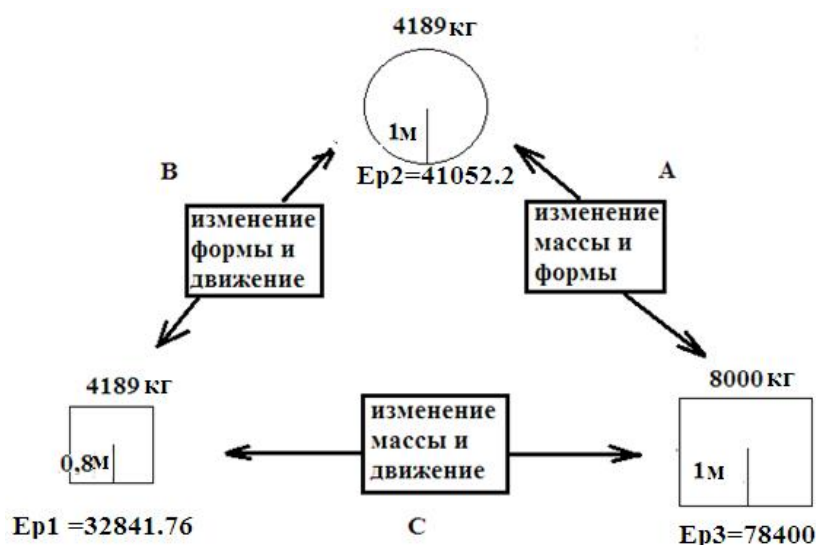


Рисунок 158 – Взаимосвязь массы, движения, формы и потенциальной энергии форм ($Ep1-Ep3$)

Значительное влияние ограниченного процесса С на ускорение процессов В и А легко видеть из изменений потенциальной энергии форм. Так, процесс В сопровождается энергетическим эффектом E_b . При этом $E_b = Ep2 - Ep1$, где E_b – поглощение или выделение энергии при переходе куба в шар и обратно без изменения массы, $Ep2$ – потенциальная энергия шара, $Ep1$ – потенциальная энергия куба. Соответственно, $E_c = Ep3 - Ep1$, а $E_a = Ep3 - Ep2$. Из рисунка 158 видно, что $E_b = 8210,44$, $E_c = 45558,24$, а $E_a = 37347,8$, т.е. $E_c = E_b + E_a$. Из этого следует, что энергетический эффект при реализации одного и того же движения за счет изменения формы тела или его массы отличается более, чем в пять раз ($E_c/E_b = 5,55$). В соответствии с этим, при возможности свободного осуществления процесса С процессы А и В могут быть, в принципе, не реализованы. Напротив, «затруднение» течения процесса С «порождает» течение процессов А и В. Если принять во внимание тот факт, что у насекомых процесс изменения массы и формы (процесс А) также ограничен массивным и жестким хитиновым экзоскелетом, который претерпевает значительные

изменения массы и формы только в короткие промежутки линьки насекомого в процессе метаморфоза, то становится очевидна высокая удельная доля процесса В (движения) в жизнедеятельности насекомого. Таким образом, жесткий экзоскелет насекомого значительно увеличивает долю течения процессов В, что, в свою очередь, приводит к тому, что энергетическая проводимость биогеоценоза, в котором значительная биомасса представлена насекомыми, также осуществляется процессами типа В или процессами движения и изменения формы.

3.13. Эталон формы

Сравнение – основной метод познания. Проблема количественного сравнения давно решена через систему мер, основанную на эталонах. Эталоны длины, массы, времени и др. определены кругом явлений, описываемых на количественной основе. Необходимость количественного описания формы – этого уникального феномена природы – приводит к необходимости введения эталона. Форма – самостоятельное свойство материи, поэтому форму можно сравнить только с формой. В любом другом случае при попытке перевода формы в иную систему измерений всегда появляется риск потерять те отношения, которые составляют ее сущность. Именно этим, на наш взгляд, объясняется бесперспективность попыток описания формы системой расстояний между отдельными ее элементами в рамках геометрического подхода. Однако единая метрическая система форм до сих пор отсутствует. В связи с этим, для сравнения жизненных форм насекомых нами был предложен подход описания и сравнения форм с использованием полярной системы координат и эталона формы. В качестве эталона был предложен однородный шар, равный по объему (или массе) описываемой форме (Пекин, 2003).

Суть идеи сравнения форм в использовании взаимосвязи форма-движение-масса. На рисунке 158 видно, что отношение между расстоянием от объемного центра куба до центра любой грани и радиуса шара, равного по объему кубу, есть величина постоянная, равная 0,8. Или отношение радиуса

шара к длине ребра куба такого же объема также есть величина постоянная, равная 1,612. Если вместо куба будет рассматриваться другая форма, то и в этом случае отношения перехода шар-другая форма будут постоянными величинами, присущими только этой форме, которую сравнивают с шаром. Через систему взаимосвязи масса-форма-движение можно количественно сопоставить между собой две любые формы (рис. 159).

Форма тела никак не связана с линейными размерами тела. Проблема снятия размерного фактора при количественном описании формы тела насекомого легко разрешается заданием масштаба системы координат. При введении эталона формы единичной координатой является радиус эталонного шара, равного по объему (или массе) объекту, форму которого описывают.

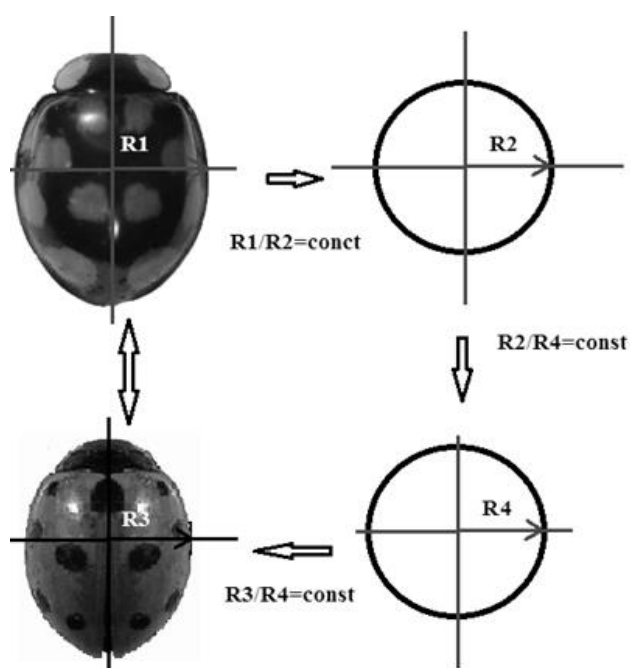


Рисунок 159 – Сравнение двух форм кокциnellид через эталон

В случае сравнения двух форм между собой через эталон, формы должны быть одинаково ориентированы. Так как все формы живых организмов должны рассматриваться в системе с планетой Земля, они должны быть одинаково ориентированы относительно вектора силы тяжести. Применение в качестве эталона шара позволяет уйти от морфологических привязок, необходимых в геометрическом подходе при сравнении форм. В рассматриваемом подходе форма целостна и, как элемент, имеет пространственные взаимоотношения с

окружающей средой. Согласно второму принципу организации форм живых организмов, форма должна описываться относительно центра тяжести и быть определенным образом ориентирована относительно вектора силы тяжести при этом.

Ориентация формы в пространстве и определение координат точек, описывающих форму относительно центра тяжести, осуществляется при помощи круговой матрицы – основного инструмента, на котором проводят описание в единой системе координат независимо от набора имеющихся морфологических признаков.

Матрица представляет собой полярную систему координат, центр которой совмещен с центром тяжести тела.

Первоначально в нашем подходе описания формы тела использовалась трехмерная круговая матрица, состоящая из 120-ти лучей (Пекин, 2003). Однако впоследствии, при использовании вычислительной техники, количество лучей и, следовательно, точек на поверхности формы довели до 1080 (360x3). В качестве рабочего инструмента достаточно одной плоскости матрицы, на которой отражается одна из проекций формы насекомого (рис. 160).

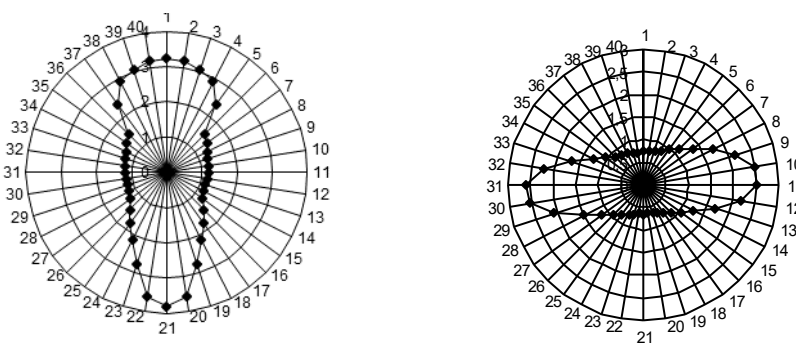


Рисунок 160 – Проекции нимфы и яйца *Gryllus 2-maculatus* Deg.

При проекции формы на матрицу важно соблюдать следующие правила:

1. геометрический центр проекции должен быть совмещен с центром матрицы;
2. относительно матрицы пространственно не стабилизированная форма должна быть ориентирована таким образом, чтобы ось вращения формы с

минимальным моментом инерции совпадала с лучом №1 (для билатерально симметричных животных это продольная ось тела) (рис. 160).

3. пространственно стабилизированные формы должны быть ориентированы относительно вектора силы тяжести таким образом, чтобы суммарное расхождение геометрических центров всех проекций и проекций центра тяжести были минимальны; при этом матрица ориентируется относительно вектора силы тяжести так, чтобы луч №1 был направлен вверх.

Другими словами, описываемая форма должна быть ориентирована в пространстве так, как живой организм ориентируется относительно вектора силы тяжести. В принципе, для описания формы может быть использована любая проекция, как и их совокупность, однако наиболее информативными, на наш взгляд, являются проекции, на которых максимально расхождение геометрического центра проекции и проекции центра тяжести тела. Для пространственно не стабилизированного типа форм нами использовались дорсовентральная и латеральная проекция (Пекин, Чичков, 2002).

3.14. Принципы динамической симметрии как основа для функционального подхода построения системы жизненных форм кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*)

В разделе 1.1 было показано, что современные системы жизненных форм насекомых являются, по сути, системой их экологических групп, выделяемых по разным основаниям. Иерархия экологических групп может задаваться различным образом. Система экологических групп и их иерархия может быть задана в соответствии с системой адаптаций организма (Алеев, 1986) или может быть привязана к виду эдификатору (Беклемишев, 1951), а может представлять собой произвольный набор групп, определяемый кругом вопросов, рассматриваемых исследователем.

Подобные классификации экологических групп строятся в рамках методологии морфологического редукционизма. Ранее предложенная нами система жизненных форм кокцинеллид (Пекин, 1992) также является

продолжением этих традиций. Подобные системы позволяют упорядочить накопленные сведения по экологии различных видов насекомых в более или менее компактной форме. Однако актуальность подобного рода классификаций с развитием электронных баз данных значительно упала. Современные компьютерные системы обработки и хранения информации свели на нет необходимость построения подобных систем экологических групп.

В настоящее время классификация имеет смысл только в том случае, если она отражает объективный закон, которому подчиняется биологическое многообразие. При этом, сама классификация может рассматриваться не более как иллюстрация выявленных закономерностей, ибо информационные технологии, вероятно, способны решать проблему упорядочивания информации в полном объеме. Однако законы биологического разнообразия могут явиться основой разработки инструментов мониторинга и прогноза, что чрезвычайно важно для информационного управления современной биосферы.

Вероятно, высоко прогностичная классификация может быть построена только в рамках системной парадигмы. Только системный элемент обладает объективными свойствами связи. Вне системы исчезает и само свойство объекта, определяющее его принадлежность к какому-либо процессу или явлению. В соответствии с этим, если классифицируемые объекты являются элементами какой-либо системы, то любое свойство, определяющее их элементарность, должно определить всю систему взаимосвязей и, соответственно, их положение в ней.

Согласно разрабатываемым в работе принципам, элементарным свойством организма является его динамическая асимметрия. Именно динамическая асимметрия организма определяет его свойства как элемента вещественно-энергетического потока, осуществляющегося в биогеоценозе. Для количественного выражения свойства динамической асимметрии организма необходим эталон. В качестве эталона динамически симметричного тела нами рассматривался однородный шар (раздел 3.19.). В соответствии с этим, если мы будем сопоставлять динамические свойства организма с аналогичными

свойствами эталона, то мы имеем возможность количественно оценить отличия динамических свойств организма.

3.14.1. Соотношение моментов инерции тела коровки как параметр динамической системы кокцинеллид

Основное динамическое свойство эталона (однородного шара) является то, что суммарный момент сил относительно центра его тяжести равен нулю. Соответственно, соотношение моментов инерции вращения относительно двух любых осей, проходящих через центр тяжести шара, равно 1. В соответствии с этим, если мы определим геометрические центры проекции шара, то отношение расстояний A и B (рис.161) также равно 1.

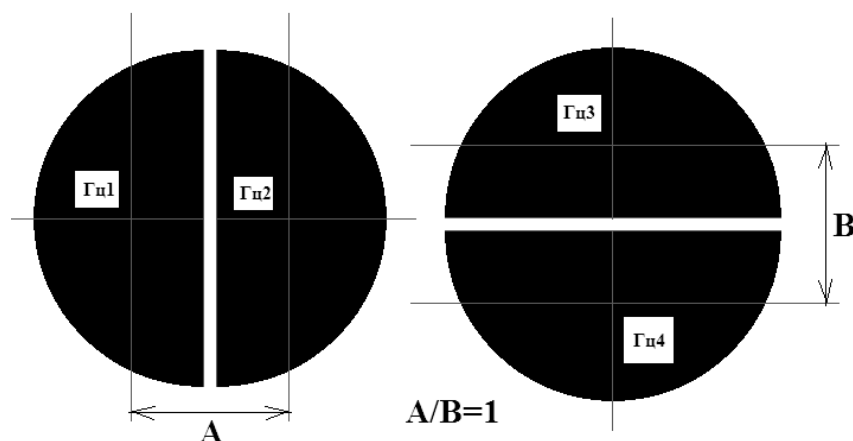


Рисунок 161 – Соотношение моментов инерции однородного шара относительно двух перпендикулярных осей вращения можно определить, как соотношение расстояний между геометрическими центрами соответствующих проекций ($A/B=1$); $\Gamma_{ц1}$ и $\Gamma_{ц2}$ – геометрические центры проекций левой и правой половины шара; $\Gamma_{ц3}$ и $\Gamma_{ц4}$ – геометрические центры проекций верхней и нижней половины шара

Применив подобную операцию к латеральной проекции жука, мы можем определить отклонение от 1 соотношения моментов инерции тела жука относительно двух главных осей его вращения (рис. 162). Правомочность применения подобной операции к имаго жука установлена нами экспериментально путем определения моментов инерции на крутильных весах. Возможность применения данного метода определяется тем, что тело жука организовано относительно центра тяжести в соответствии со вторым и пятым принципами организации форм (раздел 3.1.8.).

Биологическое значение соотношения моментов инерции относительно главных осей вращения, по-видимому, связано с особенностями трофического поведения жука. Хищные жуки-кокциnellиды во время поиска жертв обследуют значительные по площади части растений, совершая многочисленные повороты и развороты на месте. В связи с этим, приближение формы жука к полушарообразной дает определенные преимущества не только для защиты от муравьев в колониях тли, но и при поисках жертвы в условиях ограниченного пространства. Также можно отметить, что кокциnellиды – обитатели злаков – имеют преимущественно вытянутую форму тела и более длинные ноги в сравнении с дендробионтами, питающихся тлями на поверхностях широких листовых пластин. Подобная связь формы тела со способом передвижения насекомого в травостое установлена и для хортобионтных клопов (Лагунов, 2003).

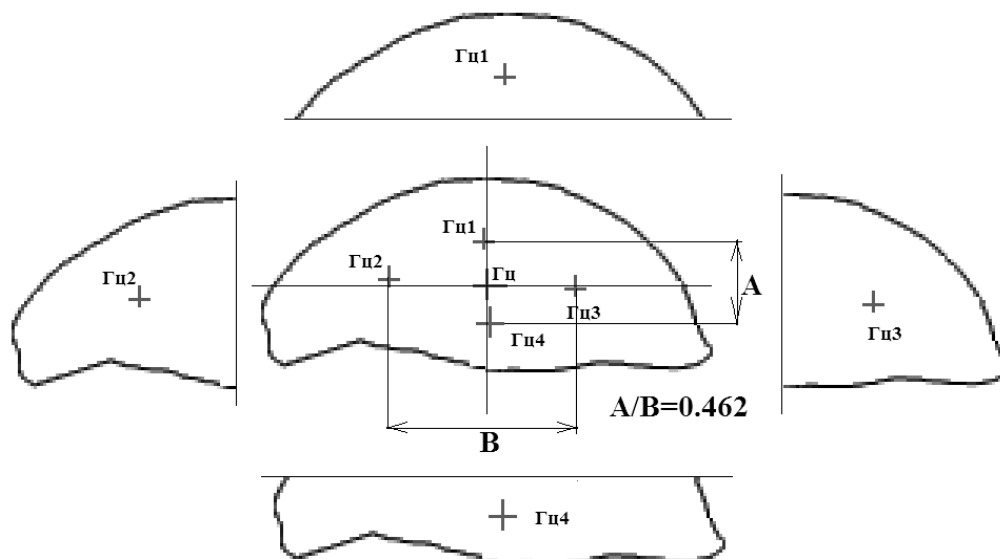


Рис. 162 – Соотношение моментов инерции имаго *Propylaea 14-punctata* относительно двух перпендикулярных осей вращения можно определить, как соотношение расстояний между геометрическими центрами соответствующих проекций ($A/B=0,462$); Гц2 и Гц3 – геометрические центры проекций левой и правой половины жука; Гц1 и Гц4 – геометрические центры проекций верхней и нижней половины жука

Физический смысл отношения A/B состоит в том, что количественно отражается степень динамической асимметрии тела жука. Соотношение A/B никак не связано с морфологическими структурами жука, в связи с чем имеет совершенно другой физический и биологический смысл, нежели широко

известный морфологический индекс вытянутости тела, определяемый как соотношение длины и высоты тела насекомого (Лагунов, 2003).

Вместе с тем, сравнение степени динамической асимметрии кокцинеллид различных экологических групп выявило ряд зависимостей. В частности, наиболее высокие значения соотношения моментов инерции имеют коровки-филлофаги и ксерофильные кокцинеллиды. Кокцинеллиды, относящиеся к данным экологическим группам, имеют ярко выраженную полушарообразную форму тела. Напротив, гигрофильные афидофаги имеющие, как правило, уплощенную и вытянутую форму тела, имеют наименьшие значения соотношения моментов инерции.

Расчет значений соотношений моментов инерции для имаго кокцинеллид (в объеме фауны кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири) позволил выявить закономерные связи данного параметра с экологическими особенностями кокцинеллид и построить параметрическую систему жизненных форм (рис. 164).

3.14.2. Экологическое обоснование параметрической системы жизненных форм имаго кокцинеллид

Экологическая классификация, каковой является система жизненных форм, актуальна в случае, если она отражает многообразие жизненных форм как элементов экосистемы. При этом, данное многообразие элементов не должно дублировать таксономическое разнообразие или систему экологических групп.

Параметрическая система жизненных форм имаго кокцинеллид (*Coleoptera, Coccinellidae*) Урала и юга Западной Сибири отражена на рисунке 164. Нами установлено, что изменение соотношения моментов инерции тела имаго жуков кокцинеллид относительно главных осей вращения, выражаемое как величина A/B (рис. 164), в ряду вариантов габитуса имеет периодический характер.

В соответствии с этим, сравнивая между собой как зональные, так и региональные фауны кокцинеллид можно выявить ряды форм имаго жуков, имеющих сходный характер изменения величины A/B . Видовое разнообразие региональных фаун кокцинеллид европейской части России, Урала, Сибири и Дальнего Востока, как правило, не превышает 70 видов.

Экоморфологическое разнообразие коровок региональных фаун укладывается в симметричную матрицу 6×12 . В соответствии с этим, предлагаемая нами параметрическая таблица динамических жизненных форм кокцинеллид имеет 72 ячейки, которые охватывают предельно возможное многообразие жизненных форм имаго коровок. Всего выделено шесть периодов и двенадцать групп (рис. 163 1).

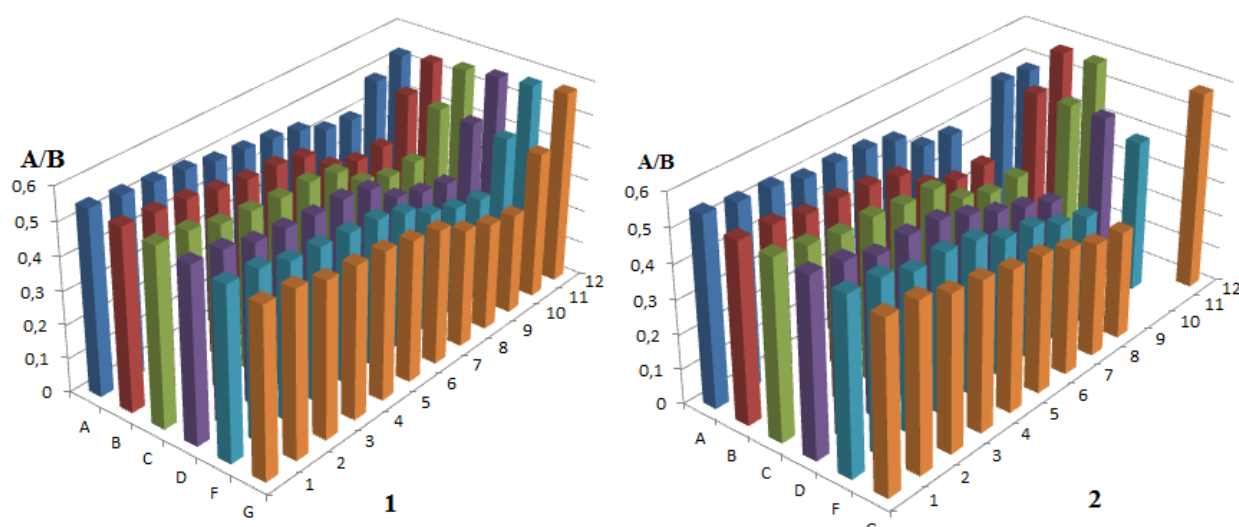


Рисунок 163 – Разнообразие кокцинеллид по соотношению моментов инерции тела имаго жуков относительно главных осей вращения, выражаемое как величина A/B ; 1 – модель; 2 – эмпирические данные

Предлагаемая система (рис. 164) включает 65 видов кокцинеллид и достаточно полно охватывает региональные фауны кокцинеллид как Урала, так и Сибири (Пекин, 1992, 2007). В систему не включен ряд видов коровок, достаточно обычных на юге Западной Сибири. Например, не включен такой вид, как *Harmonia axyridis*. Связано это с тем, что данный вид попадает в одну ячейку таблицы с *Sospita 20-guttata*. Несмотря на то, что *Harmonia axyridis* довольно обычный вид на юге Западной Сибири, на Урале он нами не обнаружен. В биотопах, в которых обычно встречается *Harmonia axyridis* в

Сибири, в условиях Урала встречается *Sospita 20-guttata*. Аналогичная ситуация с такой парой видов, как *Neomysia oblongoguttata* и *Neomysia gebleri*. Если первый вид широко встречается в лесах Южного Урала, то *Neomysia gebleri* обычен в Сибирских лесах, где *Neomysia oblongoguttata* значительно сокращает свою численность. Автору не доводилось обнаружить эти два близких вида совместно. Вероятно, в данном случае имеет место экологический викариат в фауне кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири.

Однако говорить о том, что параметрическая система кокцинеллид, представленная на рисунке 164, более полно отражает Уральскую фауну коровок, нежели Сибирскую, неверно. В систему включен ряд видов, не представленных в Уральской фауне кокцинеллид. Например, такие виды как *Bulaea lichatschovi*, *Epilachna 28-maculata*, *Coccinella trifasciata*, *Coccinella transversoguttata* и др. В предлагаемой системе не отражены те виды коровок, которые попадают совместно в одну ячейку. В этом случае в таблицу помещается вид, относительно которого имеются более полные сведения по его биологии и экологии.

Если рассматривать фауну кокцинеллид только Урала, то в таблице появится множество пробелов за счет того, что ряд сибирских видов не имеет соответствующих экологических эквивалентов в Уральской фауне. То же самое произойдет, если рассматривать только Сибирскую фауну коровок. Другими словами, имеет место частичное перекрывание систем жизненных форм имаго кокцинеллид, построенных в объемах региональных фаун. В системе, которая приведена в данной работе, указанное перекрывание не отражено. Связано это с тем, что речь идет не о видах кокцинеллид или региональных фаунах, а о динамических жизненных формах имаго коровок. В тех случаях, когда разные виды имаго коровок попадают в одну ячейку таблицы, их, вероятно, можно отнести к одной динамической форме, т.к. имаго данных видов имеют сходное соотношение моментов инерции по главным осям вращения (А/В). Именно динамические свойства имаго коровки определяют его положение в предлагаемой параметрической системе, а не его таксономические связи.

	1	2	3	4	5	6
A	Brumus octosignatus  0,55	Hyperaspis reppensis  0,535		Exachomus flavipes  0,528	Coccinella divaricata  0,506	Coccinula 11-punctata  0,5
B	Stetthorus unctillum  0,522	Oxynychus erythrocephalus  0,515		Exachomus melanocephalus  0,493	Coccinella 7-punctata  0,49	Coccinella trifasciata  0,479
C	S. (S) apetzi  0,52	Hyperaspis campestris  0,5	Calvia 10-guttata  0,491	Chilocorus 2-pustulatus  0,48	Coccinella 5-punctata  0,48	Coccinella transversogutta  0,465
D	S. (S) pusillus  0,517	Hyperaspis campestris  0,5	Calvia 14-guttata  0,486	Chilocorus renipustulatus  0,47	Sossipita vigintiguttata  0,464	Adalia 2-punctata  0,463
F	Scymnus nigrinus  0,5	S. (N) bipunctatus  0,5	Calvia 15-guttata  0,475	Exachomus 4-pustulatus  0,464	Myzia oblongoguttata  0,465	Anatis ocellata  0,449
J		S. (N) redtenbacheri  0,486		Exachomus semenovi  0,45	Coccinella hieroglyphica  0,433	S. (P) ferrugatus  0,41

Рисунок 164 – Параметрическая система жизненных форм имаго кокциnellид (*Coleoptera*, *Coccinellidae*) Урала и юга Западной Сибири

7	8	9	10	11	12
<i>Coccinula sinuatomarginalis</i>   0,5	<i>Scimnus frontalis</i>   0,479	<i>S. (S) biflammulatus</i>   0,42	<i>Adonia variegata</i>   0,41	<i>Tytthaspis lineola</i>   0,49	<i>Bulaca lichatschovi</i>   0,48
<i>Coccinula 14-pustulata</i>   0,46	<i>Semiadalia</i>   0,39	<i>Coccidula rufa</i>   0,357	<i>Coccidula unicolor</i>   0,357	<i>Tytthaspis 17-punctata</i>   0,484	<i>Subcoccinella 24-punctata</i>   0,567
<i>Propylaea 14-punctata</i>   0,461	<i>Semiadalia notata</i>   0,389	<i>Coccidula scutellata</i>   0,357	<i>Adonia immaculata</i>   0,358	<i>Vibidia 12-guttata</i>   0,484	<i>Epilachna 28-maculata</i>   0,568
<i>Syncharmonia conglobata</i>   0,427	<i>Semiadalia apicalis</i>   0,388	<i>Hippodamia 13-punctata</i>   0,357	<i>Adonia arctica</i>   0,322	<i>Thea 22-punctata</i>   0,481	
<i>Myrrha 18-guttata</i>   0,403	<i>Harmonia 4-punctata</i>   0,38	<i>Hippodamia 7-maculata</i>   0,345	<i>Aphidaecta oblitterata</i>   0,32	<i>Halyzia 17-guttata</i>   0,445	
<i>S. (P) haemorrhoidalis</i>   0,397	<i>Anisosticta sibirica</i>   0,365	<i>Anisosticta 19-punctata</i>   0,329	<i>Anisosticta kobensys</i>   0,314		<i>Cynegetis impunctata</i>   0,58

Продолжение рисунок 164

При наложении на параметрическую таблицу той или иной региональной фауны кокциnellид ячейки получают таксономическую интерпретацию. Одна из таксономических интерпретаций многообразия жизненных форм имаго кокциnellид отражена на рисунке 164.

Точно таким же образом, вслед за таксономической интерпретацией, параметрическая система получает и экологическую интерпретацию. При этом, интересно отметить тот факт, что при смене таксономической интерпретации экологическая интерпретация остается практически неизменной.

Причина в том, что динамические особенности коровки (в частности, соотношение моментов инерции по осям вращения – A/B) связаны с особенностями локомоции насекомого при питании на различных трофических субстратах и в различных условиях среды обитания.

Анализ изменения величины A/B в периодах периодической системы жизненных форм кокциnellид демонстрирует стабильную динамику данного параметра в шести выделенных периодах (рис. 165, таблица 14).

Таблица 14

Матрица значений соотношения моментов инерции тела имаго жуков кокциnellид (*Coleoptera, Coccinellidae*) относительно главных осей вращения

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A	0,55±0,01	0,54±0,01	0,53±0,01	0,52±0,01	0,5±0,015	0,49±0,01	0,48±0,01	0,46±0,02	0,42±0,01	0,41±0,01	0,49±0,01	0,53±0,05
B	0,54±0,01	0,53±0,01	0,52±0,01	0,5±0,02	0,485±0,01	0,48±0,01	0,46±0,02	0,39±0,01	0,36±0,01	0,36±0,01	0,48±0,01	0,54±0,02
C	0,53±0,01	0,52±0,01	0,49±0,01	0,48±0,01	0,47±0,01	0,47±0,01	0,45±0,01	0,38±0,01	0,35±0,01	0,35±0,01	0,47±0,01	0,55±0,02
D	0,52±0,01	0,51±0,01	0,48±0,01	0,47±0,01	0,46±0,01	0,46±0,01	0,44±0,02	0,37±0,02	0,34±0,01	0,32±0,01	0,46±0,02	0,56±0,08
F	0,51±0,01	0,50±0,01	0,47±0,01	0,46±0,01	0,45±0,01	0,44±0,01	0,41±0,02	0,36±0,02	0,33±0,01	0,31±0,01	0,45±0,01	0,57±0,1
G	0,5±0,01	0,49±0,01	0,46±0,01	0,45±0,01	0,44±0,01	0,42±0,02	0,40±0,02	0,35±0,01	0,32±0,02	0,30±0,01	0,44±0,01	0,58±0,02

На рисунке 165 отражен характер изменения величины A/B в периодах предлагаемой параметрической системы. Как видно из рисунка, довольно отчетливо выделяются два блока трофических групп кокциnellид. Первый блок включает в себя с 1 по 10 группы периодической системы жизненных форм кокциnellид. В эти группы входят исключительно хищные коровки различной трофической ориентации и специализации. Второй блок объединяет коровок-мицетофагов (11 группа) и коровок-филлофагов (12 группа).

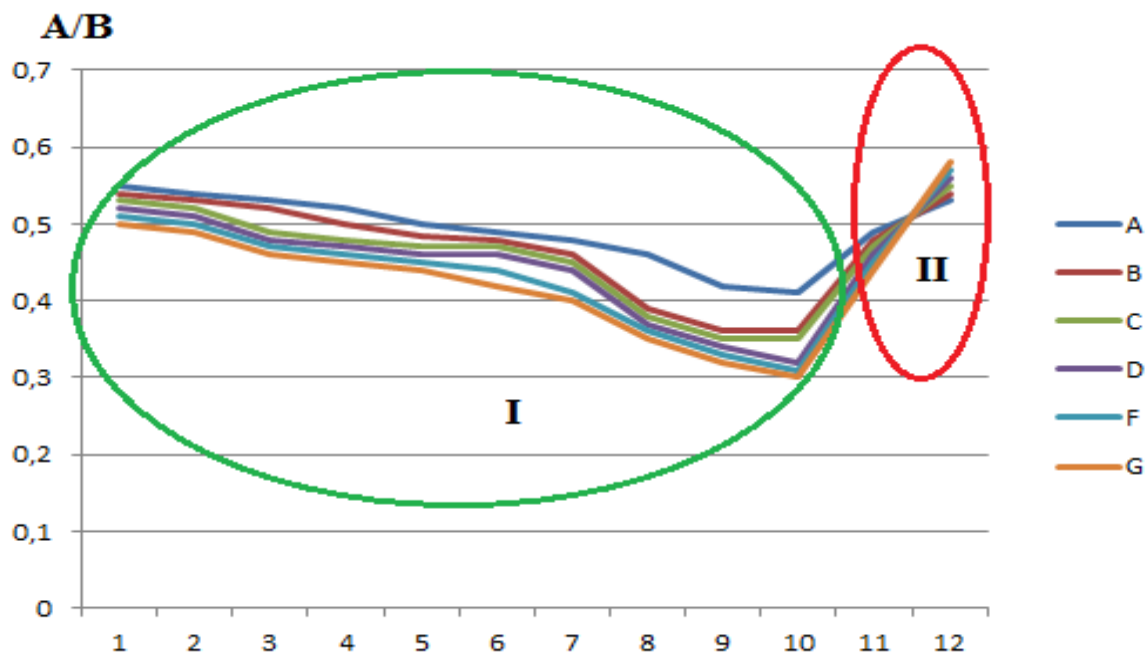


Рисунок 165 – Характер изменения величины A/B в периодах периодической системы жизненных форм имаго кокциnellид; A-G – периоды системы; I-II– группы; 1-10 – хищные кокциnellиды; II – группа 11 кокциnellид-мицетофагов и группа 12 кокциnellид-филлофагов

Хищные кокциnellиды наиболее разнообразны и их возможное динамическое разнообразие укладывается в пределы величины A/B от 0,56 до 0,29.

На всем протяжении разнообразия форм хищных кокциnellид выполняется одна и та же зависимость между гидротермическими предпочтениями коровок и величиной A/B . Наиболее высокие значения A/B характерны для ксерофильных видов, а наименьшие – для гигрофилов. Как в периодах, так и в группах 1-10 периодической системы динамических жизненных форм хищных кокциnellид в ряду ксерофил-мезофилл-гигрофил значения величины A/B закономерно уменьшаются.

Однако для коровок-мицетофагов и филлофагов связь ксеро- или гигрофилии с величиной A/B принципиально меняется. В частности, для филлофагов наибольшее значения величины A/B достигается у гигрофильных коровок, а наименьшее – у ксерофильных кокциnellид. Взаимосвязь указанных параметров у хищных кокциnellид и филлофагов противоположна. Если для хищных кокциnellид, обитающих в аридных условиях, характерна

полушарообразная форма и меньшая подвижность, то для филлофагов аридных районов (например, *Bulaea lichatschovi* Hummel) характерна большая подвижность в сравнении с коровками-филлофагами, обитающими в условиях высокого увлажнения (например, *Subcoccinella 24-punctata* L.). Эта особенность кокцинеллид связана с характером трофического поведения. Основу питания хищных коровок составляют сосущие насекомые, такие как тли, трипсы, а также паутинные клещи, листоблошки и червецы. В аридных условиях жертвы хищных кокцинеллид имеют более локальное распространение и более выраженную микростациальную приуроченность. Например, такой вид кокцинеллид, как *Brumus octosignatus* Gebler, относящийся к экологической группе ксерофильных хортобионтных афидофагов, наблюдался автором в массе в июле 1987 г. в окрестностях села Ащибутак Оренбургской области (зона сухих степей). Жуки располагались у основания кустов полыни, растущих на песчаном дне оврага, и питались тлями на полыни. При этом, коровки локализовались исключительно в компактных колониях тли и были малоподвижны. Напротив, такой вид, как *Bulaea lichatschovi* Hummel, относящийся к экологической группе ксерофильных хортобионтных филлофагов, чрезвычайно активен в поисках пищи. Личинки и жуки растительноядны: питаются маревыми, особенно многочисленны на татарской лебеде и солянках. Обычно, в период трофической активности жуки чрезвычайно подвижны и перелетают с растения на растение. При этом, если сравнивать более мезофильные виды, такие как филлофаги *Subcoccinella 24-punctata*, *Epilachna 28-maculata* и гигрофил *Cynegetis impunctata*, то в данном ряду подвижность имаго кокцинеллид значительно падает.

Кокцинеллиды-мицетофаги, которые сосредоточены в 11 группе, по указанным связям занимают промежуточное положение между типичными филлофагами (12 группа) и хищниками (1-10 группы).

Противоположность взаимосвязи гидротермических и трофодинамических параметров хищных и растительноядных кокцинеллид

находит свое отражение в периодической системе коровок в виде своеобразного «перекрещивания периодов» по величине A/B (рис. 165).

3.14.3. Отражение периодической системой трофических связей кокциnellид

В предлагаемой периодической системе жизненных форм кокциnellид довольно четко выделены трофические группы коровок. Группы филлофагов и мицетофагов составляют группы 12 и 11 периодической системы, соответственно. Среди хищных кокциnellид, которые представлены в группах 1-10, выделяются группы с различными уровнями трофической специализации и ориентации. Так, в группах 1-4 объединены виды кокциnellид, относящихся к экологическим группам акарифагов, псиллофагов, кокцидофагов и афидофагов. Группы 5-10 представлены афидофагами.

Группа 1 представлена, в основном, неспециализированными афидофагами и акарифагом *Stethorus punctillum*. Группа 2 представлена кокцидофагами, способными к питанию и тлей. Группа 3 объединяет представителей рода *Calvia*. Особенности трофических предпочтений видов этого рода в том, что жуки на листовых деревьях уничтожают псиллид (*Psyllidae*) *Calophya nigra* Kuw, *Psylla mali* Schm. и тлей *Aphis pomi*, *A. nesturtzii*, *A. schneideri*, *Cinara grossa*, *Dysaphis reamurei*

Группа 4 представлена видами рода *Chilocorus* и *Exochomus*, жуки и личинки которых питаются диаспиновыми щитовками.

Афидофаги, как указывалось, сосредоточены в пяти группах. При этом, как в периодах, так и в группах наблюдается закономерное изменение уровня трофической специализации афидофагов. Уровень трофической специализации афидофагов растет как в периодах слева направо, так и в группах сверху вниз (рис. 164).

Если проанализировать изменение уровня трофической специализации в группе 5, то можно отметить, что для таких видов, как *Coccinella divaricata* и *C. 7-punctata*, характерна полифагия. Если первый вид питается довольно

широким спектром видов тли со злаков, крапивы, мяты, полыни, то второй уничтожает более 60 видов тлей как с древесной, так и травянистой растительности (Савойская, 1983), и, кроме этого, уничтожает трипсов, алейродид, личинок листоблошек, мелких цикадок, яйца и личинки некоторых жуков и бабочек. Для *S. (M.) oblongoguttata* и *C. hieroglyphica* пищевые связи ограничиваются тлями с хвойных. Кроме этого, жуки *Coccinella hieroglyphica*, вероятно, способны к питанию тлями с трав. В условиях Южного Урала жуки *C. hieroglyphica* часто встречаются на пойменных заливных лугах и по опушкам сосновых боров.

В периодах уровень трофической специализации афидофагов также возрастает. Если в группе 5 объединены жизненные формы имаго жуков, питающихся широким спектром видов тли как с лиственных и хвойных деревьев, так и с трав, то в группах 9 и 10 представлены афидофаги, уничтожающие тлю на травах (за исключением одного специализированного афидофага *Aphidecta obliterate*, питающегося тлями на хвойных). Но даже с учетом указанного исключения общая тенденция возрастания степени трофической специализации в периодах и группах сохраняется.

Таким образом, периодическая система динамических жизненных форм кокцинеллид не только отражает трофическую радиацию в семействе, но и закономерные изменения степени трофической специализации. Данная закономерность не может быть отражена в непараметрических системах жизненных форм или экологических групп.

3.14.4. Отражение периодической системой гидротермических адаптаций кокцинеллид

Соотношение моментов инерции относительно главных осей вращения тела кокцинеллид связано с комплексом гидротермических адаптаций коровок. У хищных видов кокцинеллид отчетливо проявляется увеличение степени гигрофилии с уменьшением величины A/B.

Например, в ряду видов, составляющих период В (рис. 164), с уменьшением величины A/B от 0,522 у *Stetthorus punctillum* до 0,357 у *Coccidula unicolor* значения гигропреферендумов меняется от предпочтений 30% относительной влажности воздуха (ксерофилы: *Stetthorus punctillum* и *Oxynychus eritrocephalus*) через 65-70% (мезофиллы: *Coccinella 7-punctata*, *C. trifasciata*, *Coccinula 14-pustulata*) до 95% относительной влажности воздуха (*Coccidula rufa* и *C. unicolor*). Аналогичная связь между величиной A/B и значениями гигропреферендумов проявляется и в группах периодической системы жизненных форм кокцинеллид. Так, период А составляют исключительно ксерофильные виды коровок, в периодах В, С и D закономерно растет число мезофильных видов и сокращается число ксерофилов. В периоде F ксерофилы отсутствуют, а период J практически полностью представлен гигрофильными кокцинеллидами. Т.е. в группах хищных коровок сверху вниз уменьшается величина A/B и возрастает гигрофилия. В группах мицетофагов 99сопровождается ростом значения A/B .

Причина указанных закономерностей связана с комплексом гидротермических адаптаций кокцинеллид, рассмотренных нами в разделах, 2.5., и, в частности, напрямую определяются объемами субэлитральных полостей и связанных с ними особенностями габитуса.

3.14.5. Отражение периодической системой биотопических и стациальных связей кокцинеллид

Предлагаемая параметрическая система кокцинеллид отражает биотопические и стациальные предпочтения кокцинеллид.

Например, период А (рис. 164) составляют исключительно виды, обитающие в степных биотопах, отдающих предпочтение ковыльно-типчачовым стациям. Однако в периоде закономерно меняется микростациональные связи коровок. В частности, мицетофаги и филофаги предпочитают наиболее увлажненные микростации степных биотопов. Так, *Bulaea lichatschovi* относятся к экологической группе ксерофильных

хортобионтных филлофагов. Жуки предпочитают температуру воздуха около 31°C и пониженную относительную влажность воздуха, около 20-30%. Жуки в условиях юга Западной Сибири отдают явное предпочтение солончакам и концентрируются на солянках вдоль берегов соленых озер.

Такой вид, как *Tytthaspis lineola* в степной зоне отмечается на суходольных злаковых лугах. Жуки достаточно устойчивы к высыханию. Сублетальная потеря воды 33% от начального веса. Жуки термофильны. Температура начала испарительного охлаждения: +36°C. Средняя предпочтительная температура для имаго жуков: +33,7°C, а относительная влажность воздуха – около 40-50%. Вид относится к экологической группе ксеро-мезофильных хортобионтов.

Ксерофилия в периоде А справа налево возрастает. Соответственно, меняются и микростациальные связи. Так, *Adonia variegata* придерживается открытых, хорошо освещенных и прогреваемых ксерофитных стаций, наиболее часто в ковыльно-типчаковых ассоциациях. По биотопической приуроченности относится к экологической группе ксерофильных хортобионтов. Имаго жуков предпочитают температуру около +33°C и относительную влажность воздуха – 30%. Жуки способны переносить значительное обезвоживание тела и высокие температуры. Сублетальная потеря воды до 42% от начального веса. Температура начала испарительного охлаждения +37°C.

Hyperaspis reppensis относится к экологической группе ксерофильных тамно-хортобионтных кокцидофагов. На юге Западной Сибири жуки обычны в степной зоне. В лабораторных условиях жуки предпочитали относительную влажность воздуха 30%, и температуру воздуха +28±1,6°C.

Период В представлен в основном видами – обитателями суходольных лугов. Однако в правой части периода сосредоточены виды, отдающие предпочтение наиболее влажным стациям. Например, *Tytthaspis 17-punctata* на Урале и юге Западной Сибири встречается в северной части степной зоны на суходольных разнотравно-злаковых лугах. Жуки предпочитают температуру +26°C и относительную влажность воздуха 60% и относятся к экологической

группе гигро-мезофильных хортобионтов. Такой вид, как *Coccidula rufa* предпочитает температуру +27,8°C и относительную влажность воздуха около 90%. На Урале и юге Западной Сибири относится к обычным обитателям гидрофитных стадий степной и лесостепной зон.

Напротив, в левой части периода В представлены жуки, относящиеся к экологической группе дендро-тамно-хортобионтных акарифагов – *Stetthorus punctillum* и ксерофильных тамно-хортобионтных кокцидофагов – *Oxynychus erythrocephalus*.

Период С наиболее неоднороден по биотопическим связям кокцинеллид. Сюда входят как дендробионты, так и хортобионты. В этом отношении периоды D и F однородны. В периоде D сосредоточены обитатели лиственных лесов, а в периоде F – обитатели хвойных лесов. Период J объединил типичных гигрофильных хортобионтов.

3.14.6. Отражение периодической системой габитуального разнообразия кокцинеллид

Так как периодическая система построена на основе параметра A/B, то она естественным образом отражает все существующее в природе многообразие габитусов кокцинеллид.

Габитуальное разнообразие кокцинеллид специально изучалось нами (Пекин, 1992, Пекин, Чичков, 2005) и отражено в системе габитусов, которая положена в основу иерархической системы жизненных форм кокцинеллид (раздел 2.6.2.). Сопряженные с габитусом особенности экологии кокцинеллид, позволили построить иерархическую систему жизненных форм, по сути, являющейся иерархической системой сопряженных экологических групп, так как система построена в рамках парадигмы эколого-морфологического редукционизма. Тем не менее, полученная система сопряженных с габитусом экологических групп кокцинеллид, полностью вошла в параметрическую периодическую систему жизненных форм кокцинеллид. Данный факт отражен

в виде цветной диаграммы, помещенной в левом нижнем углу каждой ячейки параметрической системы.

Таким образом, предлагаемая параметрическая система жизненных форм кокцинеллид, отражает весь спектр экологических параметров, определяющих существующее эколого-морфологическое разнообразие кокцинеллид.

Предлагаемая система жизненных форм кокцинеллид является именно системой жизненных форм, а не экологических групп, так как ее структура не может быть изменена путем перестановки периодов или групп без потери закономерностей, определяемых местоположением различных жизненных форм кокцинеллид в системе. Этим предлагаемая система принципиально отличается не только от иерархической системы жизненных форм кокцинеллид, описанной в разделе 2.6., но и, вероятно, от многих других систем жизненных форм насекомых, когда-либо разрабатывавшихся в энтомологии в рамках методологии эколого-морфологического редукционизма.

Заключение к третьей главе

Функциональная сущность жизненной формы до сих пор не определена, так как она практически не рассматривалась в качестве элемента экосистемы.

Последовательное рассмотрение жизненной формы с системных позиций позволяет выявить ее функциональную сущность только после определения целеполагания систем надорганизменного уровня, таких как биогеоценоз. Свойства жизненной формы, как элемента, относительно и поэтому определяются функционированием систем высшего порядка. В соответствии с этим, жизненную форму как элемент можно выделить только после определения цели системы, элементом которой она является.

Нам представляется более продуктивным в выяснении целеполагания систем различного уровня представление о том, что живое на всех уровнях своей системной организации подчиняется фундаментальным законам природы, а каждый уровень организации системы – вариант единого процесса. С единых позиций системы вне зависимости от их ранга и материального

носителя рассматриваются термодинамикой. Биологические системы всех уровней являются открытыми неравновесными термодинамическими системами. В термодинамике функционирование системы определяется как диссипация энергии. В соответствии с этим, биогеоценоз может рассматриваться как диссипативная система.

Представление биогеоценоза как диссипативной структуры определяет системно значимое свойство его элементов, а именно, элемент биогеоценоза должен активно перемещаться в градиентах среды под действием фактора гравитации. В связи с этим, фундаментальное свойство жизненной формы, как элемента, – это способность к движению относительно пространственных градиентов экологических факторов среды под управляющим началом фактора гравитации.

Проведенный анализ существующих к настоящему моменту представлений об элементах биогеоценоза продемонстрировал, что ни один из предлагающихся до сих пор элементов биогеоценоза не обладает свойством подвижности относительно пространства экологических факторов, в соответствии с этим, не способен обеспечить непереносимое условие функционирования биогеоценоза – вещественно-энергетический поток.

Современное понимание жизненной формы как системы морфо-экологических адаптаций, отражающихся в габитусе организма, также делает несостоятельным представление ее в качестве элемента биогеоценоза. Связано это, прежде всего, с тем, что форма организма рассматривается в рамках геометрического подхода как система пространственной конфигурации морфологических структур. Существующая практика описания и выделения жизненных форм с позиций геометрического подхода бесплодна в силу несоответствия методологического подхода сущности описываемого явления. Геометрическая форма в любом ее представлении не может обладать свойством элемента, так как рассматривается вне контекста окружающей среды, геометрическая форма инвариантна относительно размеров, положения и ориентации в пространстве.

Решение проблемы – в ином, не геометрическом, представлении формы организма, при котором форма должна иметь определенную пространственную ориентацию или положение в пространстве относительно других элементов системы, определенные размеры и другие параметры, отражающие ее свойства как элемента системы. Предлагаемое представление о динамической форме организма должно отражать биогеоэкологические связи организма как целого. Динамическая форма организма, по сути, является пространственным выражением системы его взаимодействия с внешней средой. С принятием концепции динамической формы, жизненная форма является элементом биогеоэкологии, целостной системой взаимно обусловленных адаптаций организма, опосредованной его динамической формой.

Любое тело в условиях земли обладает геометрическим центром и центром тяжести. Каждому центру соответствует своя система взаимодействия и своя система симметрии, в соответствии с которыми тело обладает как геометрической, так и динамической формами. Свойства динамической формы, как и любого элемента, относительны системе взаимодействия. Соответственно, тело имеет две системы симметрии, которые могут и не совпадать. Степень несовпадения симметричных преобразований относительно разных систем взаимодействия представляется как степень динамической асимметрии.

Важным следствием динамической асимметрии тела является его пространственная активность или его движение при инвариантном преобразовании (симметричном преобразовании) относительно одной из систем симметрии. Т.е. процесс движения – следствие законов сохранения, атрибутом которых является симметрия. Соответственно, определение жизненной формы как формы динамической позволяет ее рассматривать в качестве элемента надорганизменной системы, который обладает перманентным свойством движения, порождаемого явлением динамической симметрии/асимметрии организма относительно разных систем взаимодействий в окружающей его среде.

Динамическая форма позволяет вскрыть фундаментальные свойства движения живых организмов, абстрагироваться от морфологической (геометрической) частности выражения движения и построить универсальную модель движения живого. Универсальная модель движения вскрывает "величину шага" организма, как величину или степень его динамической асимметрии. При этом "шаг организма" не зависит от какого-либо конкретного его морфологического выражения. "Шаг организма" не что иное, как длина локомоторной волны, генерируемой в циклическом процессе динамики формы. Жизненная форма организма – это живой маятник, обладающий собственной частотой и генерирующий локомоторные волны определенной длины и частоты. В соответствии с этим, два организма относятся к одной жизненной форме не потому, что они похожи или геометрически подобны, а потому что они используют единый физический принцип движения и поэтому выполняют сходную роль в совокупном вещественно-энергетическом потоке, и, как следствие, могут быть похожи или даже геометрически подобны. Единство физических принципов, используемых организмами, лежит в основе явления жизненной формы, но само это единство – следствие одного из фундаментальных взаимодействий – гравитационного взаимодействия.

Единство физических принципов, используемых организмами для своего функционирования, позволяет выявить фундаментальные принципы, в соответствии с которыми построены формы насекомых. Всего выделено шесть принципов организации форм организмов, которые в обязательном порядке реализуются в морфологическом разнообразии и, в конечном итоге, приводят к появлению такого явления, как жизненная форма.

Геометрическое представление формы не позволяет ввести эталон формы. Геометрическая форма описывается системой расстояний между гомологичными или аналогичными морфологическими структурами. Поэтому в геометрической форме нет ничего большего, чем протяженность в n -мерном пространстве. Ситуация коренным образом меняется в случае динамической формы, которая имеет независимую от морфологии пространственную

ориентацию относительно вектора силы тяжести. Тела, имеющие определенную ориентацию относительно системы гравитационного взаимодействия, могут быть между собой сопоставлены через эталон формы, в качестве которого удобнее всего взять однородный шар, как форму, имеющую бесконечное число осей симметрии, вследствие этого, наиболее простую. Введение эталона формы открывает возможности сравнения и описание форм живых организмов вне зависимости от их морфологии и, следовательно, вне зависимости от таксономических ограничений, и позволяет сравнивать формы между собой в единой метрической системе форм.

Применение эталонного принципа сравнения к изучению разнообразия динамических жизненных форм кокцинеллid позволило построить их параметрическую систему, которая отразила в своей структуре экологическое пространство. Кроме этого, как и любая параметрическая система, классификация жизненных форм кокцинеллid выявила периодичность их свойств, как элементов надорганизменных систем.

И последнее, представление формы как элемента позволяет применить к форме организма понятие "энергия" и, тем самым, понять в перспективе законы морфологического выражения функционирования термодинамических систем.

Глава 4. Динамическая симметрия в сообществах беспозвоночных

Представление о жизненной форме, как об элементе экосистемы, открывает новые возможности в изучении структурно-функциональной организации экосистем. Появляется возможность описания этой структуры вне рамок редуccionно-морфологической парадигмы. В частности – возможность уйти от описания структуры сообщества в таксономических терминах, или с помощью системы экологических групп.

Несмотря на эволюционные процессы, протекающие в сообществе и на временные структурно-функциональные флуктуации, биотическое сообщество способно неограниченно долго сохранять свою структуру. Каждому явлению

сохранения соответствует своя симметрия. Соответственно в сообществе насекомых также должно проявляться явление симметрии.

Традиционное направление поисков проявления элементов симметрии в биологии и экологии от уровня молекулярного субстрата до уровня симметрии живого покрова земли осуществляется в рамках представлений геометрии пространства и геометрической симметрии (Заренков, 2005; Кирпотин, 2005б; Урманцев, 2006; Исаева, Сумина, Сумин, 2013). Вместе с этим, геометрическая симметрия – это лишь одна из множества симметрий, и она отвечает только геометрическому (пространственному) подходу в изучении природных систем. Функциональный аспект экосистем различного уровня с позиций геометрического подхода и геометрической симметрии получает лишь косвенное освещение. Для процессов взаимодействия существует своя особая динамическая симметрия. Динамическая симметрия так же, как и геометрическая имеет множество видов. Один из видов динамической симметрии – волновая (временная) симметрия. В связи с широким распространением волновых явлений (в данном случае периодических изменений во времени) на всех уровнях организации живых систем, данный вид симметрии часто рассматривается при изучении волновых (периодических) явлений на уровне фитоценозов (Курченко, Шорина, 2013). Для сообществ насекомых сезонная динамика тривиальна и данный вид симметрии нами не рассматривается, так как он не имеет самостоятельного значения, и на уровне сообщества чаще всего задается внешним циклическим процессом. Сами волновые процессы по сути производное от длящегося взаимодействия, а временная симметрия только один из вариантов его проявления.

Вместе с этим, явление динамической симметрии в биотических сообществах насекомых, являющееся основой сохранения, функционирующей надорганизменной системы, насколько нам известно, до сих пор не выявлено.

Задача выявления динамической симметрии может быть решена только в том случае, если рассматривается объективно существующая функционирующая система и в качестве анализируемого параметра

используется параметр взаимодействия. Т.е. морфологический подход в данном случае бесполезен. Любая морфологическая структура не является параметром взаимодействия, она результат взаимодействия. Кроме этого морфологический анализ немыслим вне геометрического пространства.

Развиваемые в данной работе представления о динамической форме позволяют решить эту задачу. Динамическая форма – пространственно ориентированное свойство геометрической формы. Динамическая форма проявляется только в системе взаимодействия, соответственно, любой параметр, определяющий динамическую форму, будет являться параметром взаимодействия. В данной работе динамическая форма насекомого рассматривается в системе гравитационного взаимодействия. Своеобразный габитус насекомого является производной от этого взаимодействия и определенным образом организован относительно центра тяжести тела. Центр тяжести является параметром взаимодействия, он появляется только в гравитационном поле земли и не имеет морфологического выражения. Тем не менее, возможно определение его положения, например, на продольной оси тела насекомого. Определение положения центра тяжести тела на его продольной оси есть не что иное, как процесс визуализации динамической формы. Как указывалось в разделе 3.6 динамическая форма визуализируется как геометрическое отражение взаимодействия.

В связи с тем, что гравитационный фактор проявляет свое действие, как на уровне отдельного организма, так и на уровне экосистем имеется связь между динамическими свойствами организма как элемента экосистемы и динамическими свойствами экосистемы в целом. В элементарном случае эта связь представлена как связь скорости движения организма с его габитуальными особенностями.

4.1. Динамическая структура сообществ хортобионтных беспозвоночных

Положение центра тяжести на продольной оси тела насекомого связано с особенностями его локомоции и скоростью движения. Данное положение можно проиллюстрировать на основе определения положения центра тяжести в группах жизненных форм, выделяемых с учетом способа передвижения в пространстве.

Так, на основе многолетних исследований структуры населения хортобионтных беспозвоночных в Ильменском заповеднике А.В. Лагунов выделил группы полужесткокрылых, различающиеся по доминирующему способу освоения пространства, которые были им интерпретированы как обособленные группы жизненных форм (Лагунов, 2003). Группы жизненных форм были выделены с использованием трех морфометрических индексов:

1. индекс тела – степень удлиненности тела, измеряемая отношением длины тела к максимальной ширине тела;
2. индекс ноги – степень длинноногости, измеряемая отношением длины задней ноги к длине тела;
3. индекс бедра – степень вытянутости бедер задних конечностей, измеряемая отношением их длины к наибольшей ширине бедер.

Всего А.В. Лагуновым было выделено четыре группы жизненных форм полужесткокрылых:

1. «Перешагиватели» – группа, объединяющая клопов, использующих в качестве основного способа движения в травостое – перешагивание (группа А, рис. 166);
2. «Ползатели» – сборная группа, осваивающая различные ярусы травостоя и наиболее разнообразна морфологически (группа В, рис. 166);
3. «Прыгуны» – группа клопов, использующих в качестве движения в травостое прыжок (группа С, рис. 166);
4. «Летуны». Основной способ движения представителей этой группы – короткие прыжки и перелеты (группа D, рис. 166).

Для сравнения выделенных групп жизненных форм хортобионтных полужесткокрылых с их динамическим спектром, определяемым как ранжированный по положению центра тяжести тела ряд форм, нами исследованы представители 23 вида (*Hemiptera*).

Положение геометрического центра (значение динамического центра) на продольной оси дорсовентральной проекции определялось, как разность значения лучевой координаты 1 и половины суммы значений координат 1 и 181 и выражалось в мм. Результаты измерений представлены в виде динамического спектра на рисунке 166.

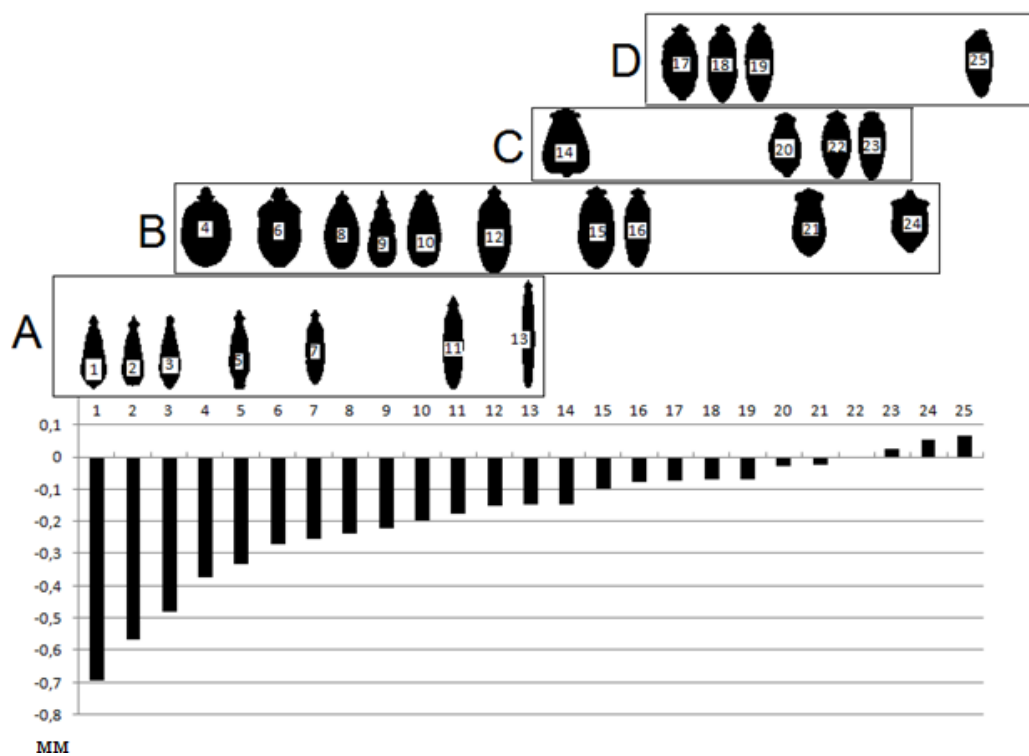


Рисунок 166 – Динамический спектр и группы жизненных форм хортобионтных полужесткокрылых (*Hemiptera*, *Insecta*) Ильменского заповедника; AD – группы жизненных форм по А.В. Лагунову (2003); дорсовентральные проекции: 1 – *Nabicula flavomarginata*; 2 – *Nabis rugosus*; 3 – *N. limbata*; 4 – *Carpocoris purpureipennis* (нимфа); 5 – *Nabis brevis*; 6 – *Dolycoris baccarum*; 7 – *Nabis ferus*; 8 – *Kleidocerys resedae*; 9 – *Anthocoris nemorum* (нимфа); 10 – *Nithecus jacobaeae*; 11 – *Trigonotylus ruficornis*; 12 – *Anthocoris nemorum*; 13 – *Berytinus clavipes*; 14 – *Euryopcoris nitidus*; 15 – *Stygnocoris pedestris*; 16 – *Plagiognathus chrysanthemi*; 17 – *Lygus adspersus*; 18 – *Polymerus unifasciatus*; 19 – *Stenotus 2-notatus*; 20 – *Halticus apterus*; 21 – *Geocoris dispar*; 22 – *Chlamidatus pulicarius*; 23 – *Chlamydatius pullus* (самцы); 24 – *Carpocoris purpureipennis*; 25 – *Lygus wagneri* (по В.П. Пекин, 2015)

Несмотря на то, что для анализа были взяты 7 представителей группы «перешагивателей» и 8 представителей из групп «прыгунов» и «летунов», которые используют принципиально разные способы локомоции в травостое,

динамический спектр резко асимметричен. Связана данная асимметрия с тем, что как и для клопов из группы «перешагивателей», так и для клопов-«прыгунов» и -«летунов» характерно смещение геометрического центра дорсовентральной проекции к заднему концу тела от середины продольной оси. Если сравнивать способность к полету и прыжку у представителей данных экологических групп в отряде клопов с аналогичными группами в отрядах прямокрылых и равнокрылых, то станет понятна причина асимметрии динамического спектра.

Несмотря на использование прыжка или перелета клопами для движения в толще травостоя, способность к прыжку клопов намного скромнее, нежели саранчовых или цикадок. У саранчовых и цикадок ярко выражен комплекс морфоадаптаций к прыжку и, соответственно, геометрический центр дорсовентральной проекции смещен далеко вперед от середины продольной оси тела (раздел 3.10.1., рис. 105-108). Т.е. несмотря на способность к перелетам и прыжкам, все же основным типом локомоции у хортобионтных клопов является ползание и перешагивание. В пользу этого говорят два факта: во-первых, широкое использование «летунами» и «прыгунами» таких способов локомоции, как хождение и бег; во-вторых, не использование клопами «перешагивателями» активного полета и прыжков.

С тем, что для клопов характерен преимущественно отрицательный динамический спектр (геометрический центр дорсовентральной проекции и центр тяжести тела смещены назад) согласуется и тот факт, что максимальное количество видов клопов, до 40% региональных фаун, связано с ярусом травостоя (Есенбекова, 2013).

Для группы «ползателей» характерно как отрицательное (смещение назад) так и положительное (смещение вперед) положение динамического центра (центра тяжести тела). Более того, для данной группы характерно значительное изменение не только относительного положения динамического центра, но и смена его знака в онтогенезе. В онтогенезе насекомого значение динамического центра меняется с отрицательного (смещение центра назад) на

положительный (смещение центра вперед). Например, значение динамического центра у нимфы *Carpocoris purpureipennis* может составлять до $-0,4$ мм, тогда как у имаго эта величина равна $+0,06$ мм. Для сравнения, у клопов-«перешагивателей» данные величины колеблются в пределах от $-0,7$ мм до $-0,15$ мм, а у клопов-«летунов» от $-0,07$ мм до $+0,07$ мм.

Таким образом, несмотря на морфо-экологическое разнообразие клопов, проявляющееся как разнообразие экологических групп, в группах клопов, выделяемых по способам локомоции на основе морфометрических индексов, имеет место смещение значений динамических центров в отрицательную область. Как следствие, динамический спектр хортобионтных клопов Ильменского заповедника асимметричен. Асимметрия динамического спектра отражает факт явного преобладания в данном таксоценозе такой формы локомоции, как ходьба, с одной стороны, с другой – указывает на наличие существования в сообществах хортобионтных беспозвоночных Ильменского заповедника большого числа форм, не входящих в таксоцен хортобионтных полужесткокрылых.

Если для «ползателей» и «перешагивателей» характерно центральное положение центра тяжести тела на продольной оси или его смещение назад, то для жизненных форм насекомых, использующих в качестве основного способа передвижения прыжок или полет, центр тяжести смещен к головному концу тела. Более того, прослеживается определенная связь между скоростью полета насекомого и положением его центра тяжести и геометрического центра на продольной оси тела.

На рисунке 167 отражены результаты измерений положения геометрического центра дорсовентральной проекции тела насекомого и скорости его полета.

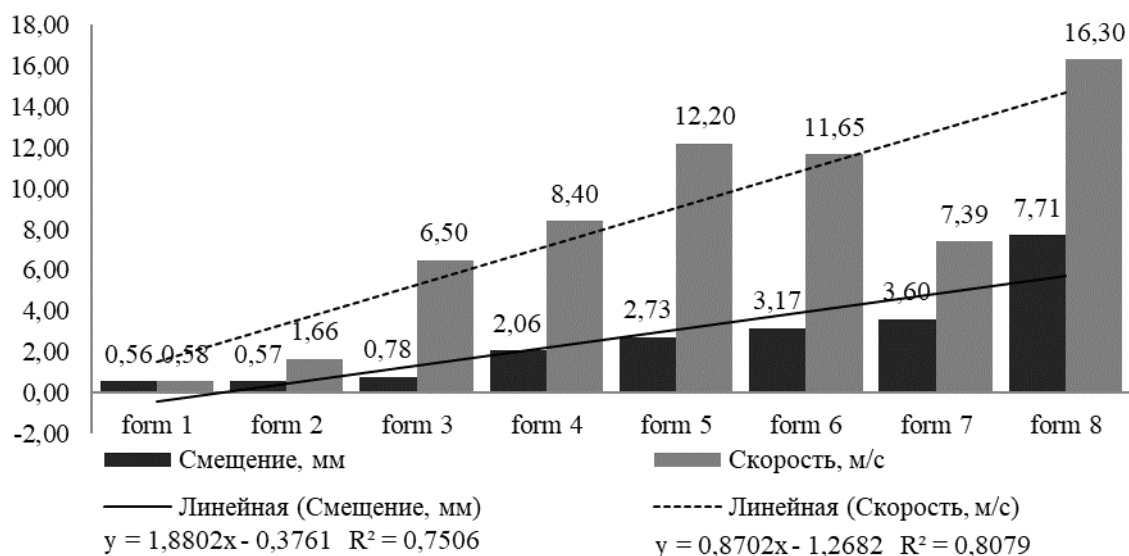


Рисунок 167 – Изменение скорости полета активно летающих насекомых (м/с) в ранжированном по положению геометрического центра (смещение, мм) дорсовентральной проекции тела ряду форм; 1 – *Chrysopa carnea* Steph.; 2 – *Colias hyale* L.; 3 – *Sympetrum flaveolum* L.; 4 – *Orthetrum cancellatum* L.; 5 – *Amorpha tremulae* F.; 6 – *Aeschna grandis* L.; 7 – *Libellula cyanea* Fabricius; 8 – *Celerio euphor2-ae* L.

Из рисунка 167 видно, что для насекомых, способных к полету с большими скоростями, таких как бражники или стрекозы, характерно смещение геометрического центра на продольной оси дорсовентральной проекции тела далеко вперед. То же самое характерно и для положения центра тяжести тела.

Таким образом, положение геометрического центра дорсовентральной проекции тела и центра тяжести на продольной оси тела связано со способом локомоции насекомого и, как следствие, со скоростью его движения. В габитусе насекомого эта связь выражается в виде увеличения относительных размеров головы и птероторокса (у высокоподвижных и активно летающих насекомых) или в увеличении размеров брюшка (у «ползателей» и «перешагивателей»).

4.2. Изменение симметрии динамического спектра сообществ хортобионтных беспозвоночных

Динамический спектр – это ранжированный по положению на продольной оси тела динамических центров ряд форм организмов. В

зависимости от того, какие способы локомоции используют члены ряда, меняется вид динамического спектра.

На рисунке 168 в качестве примера отражено распределение форм хортобионтных насекомых по положению центра тяжести тела на его продольной оси в выборке, полученной методом энтомологического кошения.

Кошение проводилось по зарослям папоротника в березовом лесу в окрестностях оз. Малое Миассовое 24 июля 2004 года (Челябинская область). Определяя положения центра тяжести, исходили из предположения о том, что формы относятся к пространственно стабилизированному типу (раздел 3.8.1.). Как показали измерения, к данному динамическому типу относится большинство форм хортобионтного комплекса насекомых. У форм насекомых, относящихся к данному динамическому типу, положение геометрического центра дорсовентральной проекции на продольной оси и положение центра тяжести совпадают. Вместе с этим, для обитателей травостоя, использующих в качестве основного способа движения прыжок, имеет место расхождение центра тяжести тела и геометрического центра дорсовентральной проекции. У таких насекомых наблюдается не только смещение геометрического центра дорсовентральной проекции вперед (к головному концу тела), но и еще большее смещение центра тяжести так, что центр тяжести оказывается незначительно впереди геометрического центра. Данные формы относятся ко второму динамическому типу форм. Но даже без учета указанного расхождения геометрического центра и центра тяжести общая картина симметричного распределения форм по положению геометрического центра и центра тяжести тела на продольной оси в выборке не нарушается (рис. 168). Причина симметрии динамического спектра в выборке связана с тем, что в климаксном сообществе хортобионтных беспозвоночных (заросли папоротника в старовозрастном березовом лесу) реализованы все возможные способы локомоции насекомых. В климаксном сообществе хортобионтных беспозвоночных количество форм, у которых центр тяжести смещен вперед, равен количеству форм, у которых центр тяжести смещен назад. Причем

увеличение объема выборки, в которой наблюдается данное симметричное распределение, приводит к более выраженной симметрии распределения (рис. 169).

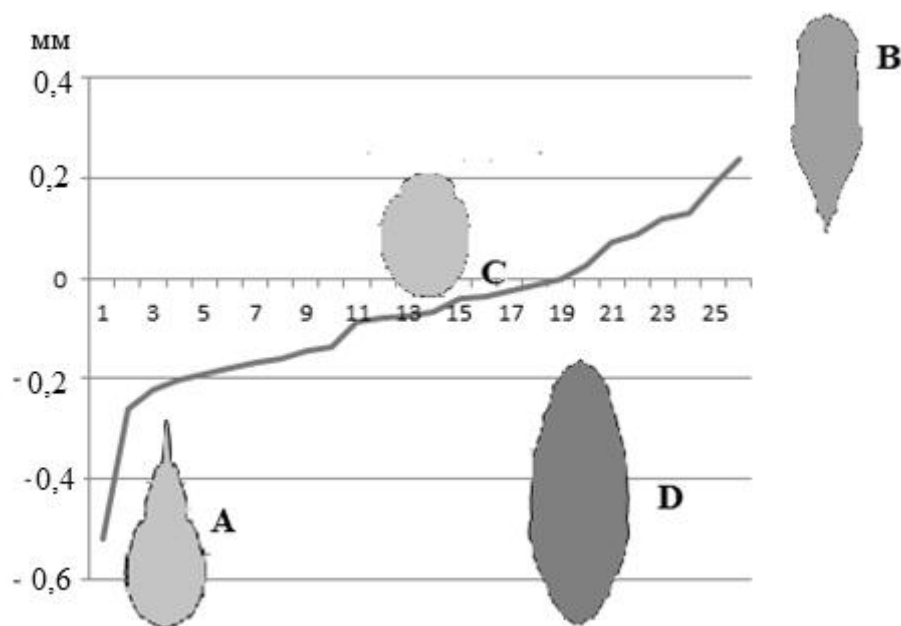


Рисунок 168 – Распределение форм хортобинотных насекомых по положению центра тяжести тела (смещение от середины, мм) на его продольной оси в выборке объемом 50 взмахов стандартным энтомологическим сачком по зарослям папоротника в березовом лесу в окрестностях оз. Малое Миассовое (Челябинская область); А, С и В – дорсовентральные проекции, полученные в среде Form Analyzer; D – вычисленная дорсовентральная проекция (объяснения в тексте); А – представитель семейства *Curculionidae*, которые имеют максимальное смещение центра тяжести тела назад; С – представитель семейства *Coccinellidae* – центральное положение центра тяжести; В – личинка пенницы *Aphrophora sp.* (сем. *Aphrophoridae*) – цент тяжести тела максимально смещен к головному концу тела; по оси ординат – величина смещения центра тяжести, определяемая как разность величин, равная половине длины продольной оси тела (длина продольной оси принята за единицу) и расстояния от головного конца тела до центра тяжести, по оси абсцисс – ранжированный по положению центра тяжести ряд форм

Характерной особенностью динамического спектра беспозвоночных климаксной экосистемы является его линейный характер. Отклонения от линейной зависимости наблюдается на концах спектра. Связано это с тем, что при значительных смещениях центра тяжести вперед или назад на продольной оси тела сокращается число возможных морфологических реализаций. Т.е. имеет место сокращение объема морфопространства реализации крайних смещений центра тяжести (Пекин, Пекин, 2011) и, как следствие, уменьшение числа форм, реализующих крайние смещения центра тяжести.

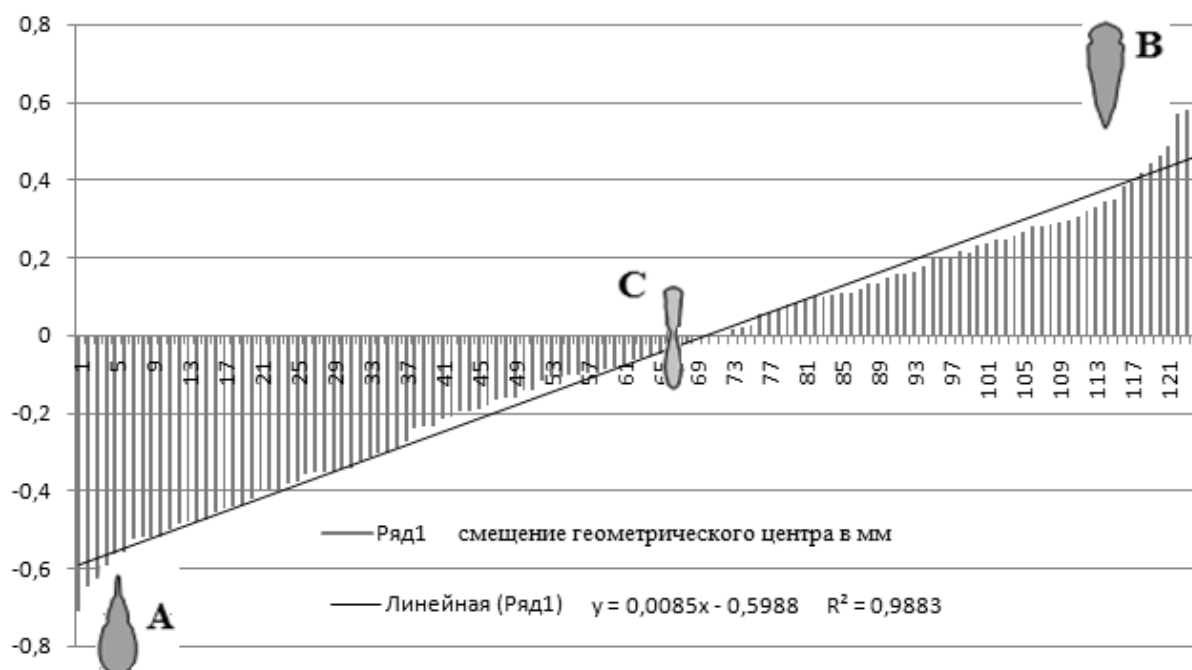


Рисунок 169 – Распределение форм хортобионтных насекомых по положению геометрического центра дорсовентральной проекции тела на ее продольной оси в выборке объемом 1350 взмахов стандартным энтомологическим сачком по зарослям папоротника в березовом лесу в окрестностях оз. Малое Миассовое (Челябинская область); А, С и В – дорсовентральные проекции беспозвоночных в крайних и центральной части динамического спектра форм

Симметрия динамического спектра беспозвоночных является отражением динамической симметрии их сообщества как системы, так как центр тяжести тела не морфологический объект, а следствие гравитационного взаимодействия (динамический центр), при котором гравитация является основным источником кинетической энергии как для отдельного организма, так и для целого сообщества (Пекин, 2015).

Описание формы в полярной системе координат, центр которой совмещен с центром тяжести тела, и применение метода эталонного сравнения форм позволяет проводить процедуру суммации соответствующих лучевых координат всех форм, входящих в выборку, и построить усредненную проекцию. Такая вычисленная проекция отражена на рисунке 168 D. **Сходные вычисленные проекции получаются каждый раз при анализе выборок из сообществ хортобионтных беспозвоночных, полученных методом энтомологического кошения (рис. 171 D).** Однако если мы меняем метод

получения выборки, меняется и характер динамического спектра, и вычисленная проекция.

Например, при анализе выборки насекомых, полученных методом отлова в почвенные ловушки Барбера, соотношение числа форм насекомых, у которых центр тяжести смещен вперед или назад, резко смещается в сторону увеличения числа форм, у которых центр тяжести смещен к заднему концу тела (рис. 170). Связано это с тем, что в почвенные ловушки Барбера наиболее часто попадают насекомые герпетобионтного комплекса (обычны жужелицы, стафилины, муравьи и герпетобионтные пауки), использующие преимущественно такой способ локомоции, как бег по горизонтальной поверхности. Для данного способа локомоции характерно смещение центра тяжести назад. Попадение в ловушки Барбера летающих или прыгающих насекомых, скорее, – случайность, чем закономерность.

Если выборка, полученная методом энтомологического кошения, по сути, является объемной и мало искажающей симметрию динамической структуры сообщества, то ловушка Барбера ориентирована на беспозвоночных, использующих один тип локомоции. В результате выборка, полученная при помощи ловушек Барбера, не отражает всего многообразия способов локомоции даже для экологической группы герпетобионтов.

Аналогичное искажение симметрии динамического спектра можно получить, уменьшая объем выборки путем удаления части форм (рис. 171). Если уменьшить выборку хортобионтных беспозвоночных, отраженную на рисунке 168, уменьшив случайным образом количество форм с 26 до 10 (рис. 171 D), симметрия динамической структуры сохраняется. Вычисленная проекция D1 (рис. 171) выборки, которая уменьшена случайным образом, сохраняет симметрию вычисленной проекции D исходной выборки (рис. 168).

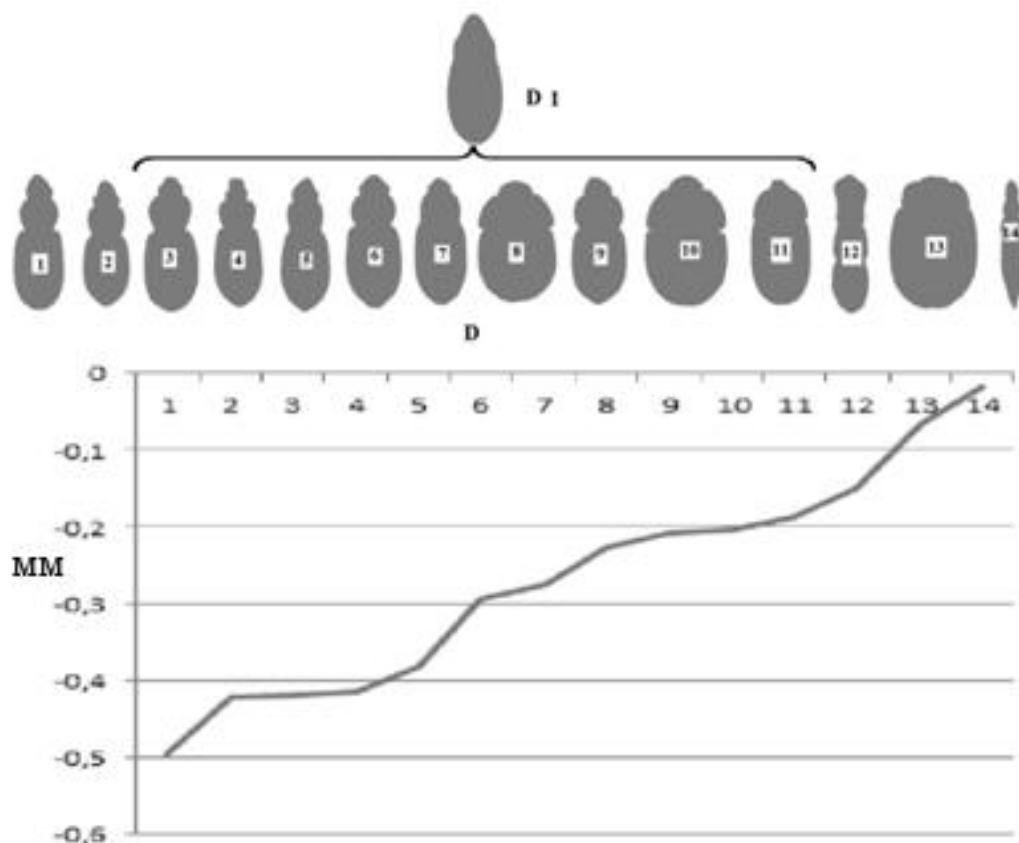


Рисунок 170 – Динамический спектр герпетобионтного комплекса насекомых в выборке, полученной с помощью ловушек Барбера; D1 – вычисленная дорсовентральная проекция (объяснения в тексте)

Но, если объем выборки уменьшить, удалив из нее формы, использующие конкретный тип локомоции, симметрия динамического спектра нарушается. Если из случайной выборки удалить формы, использующие в качестве основного способа локомоции прыжок или полет, то форма, вычисленной проекции A1, резко изменится в сравнении с вычисленной проекцией D1, так как усредненное положение центра тяжести у форм в такой выборке сместится назад (рис. 171). Напротив, если из случайной выборки удалить формы, использующие в качестве основного способа локомоции бег и ползание по субстрату, то вычисленная проекция изменится таким образом, что центр тяжести сместится вперед, так как основу выборки будут составлять летающие и прыгающие формы.

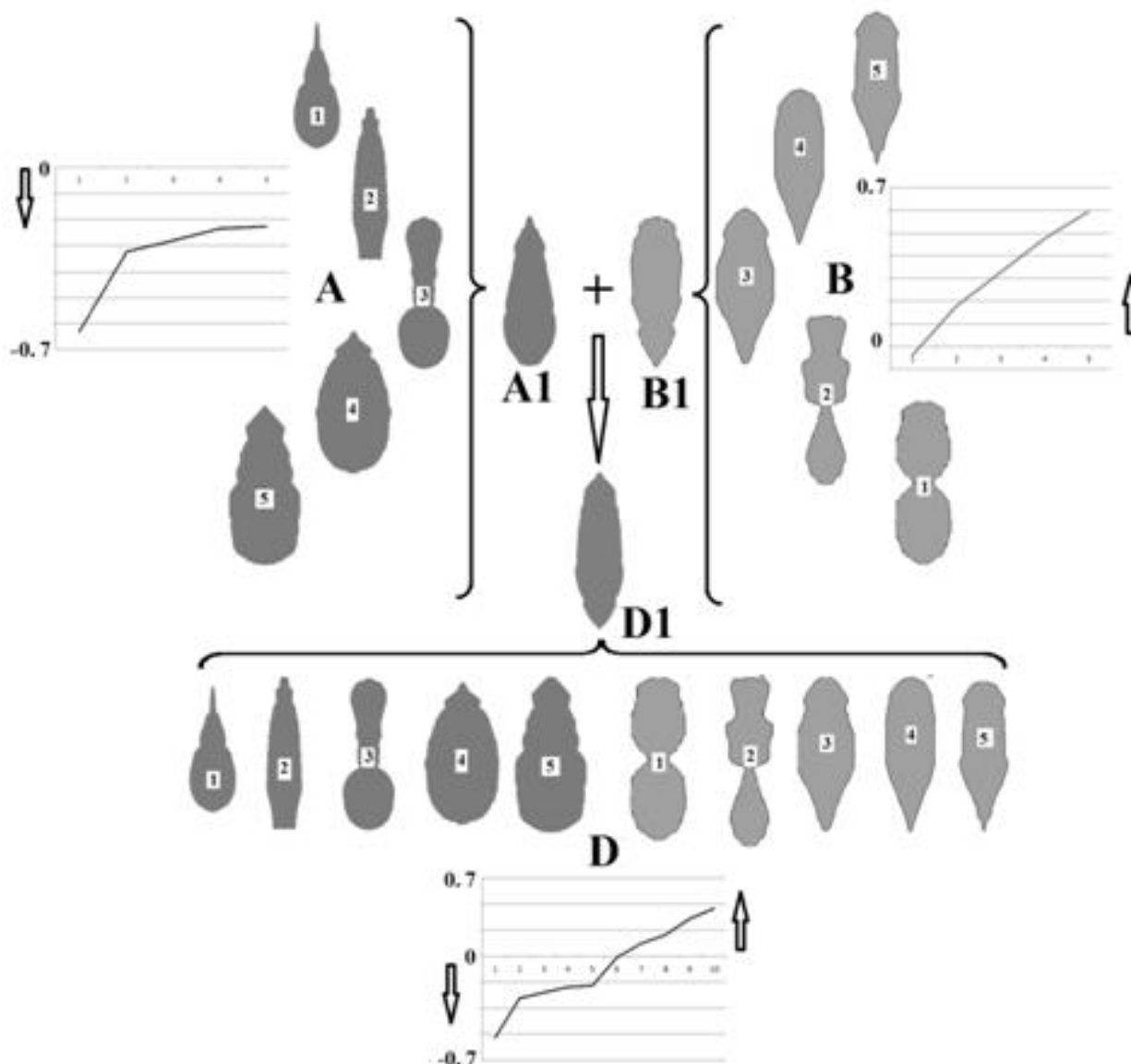


Рисунок 171 – Сохранение (множество D) и нарушение симметрии (множества A и B) в сообществе хортобионтных беспозвоночных при уменьшении объема выборки путем удаления определенной части форм (объяснения в тексте)

Аналогичные изменения в симметрии динамического спектра наблюдаются и в сообществах сериальных или в сообществах беспозвоночных агроценозов (рис. 172, 173), т.е. там, где в силу действия дестабилизирующего антропогенного фактора получает преимущество тот или иной способ локомоции как результат реализации преимущественного вещественно-энергетического потока. Антропогенная трансформация экосистемы приводит к искажению ее динамической симметрии, и, как вероятное следствие, к падению ее энергетической проводимости за счет выпадения ряда форм организмов, использующих тот или иной способ локомоции.

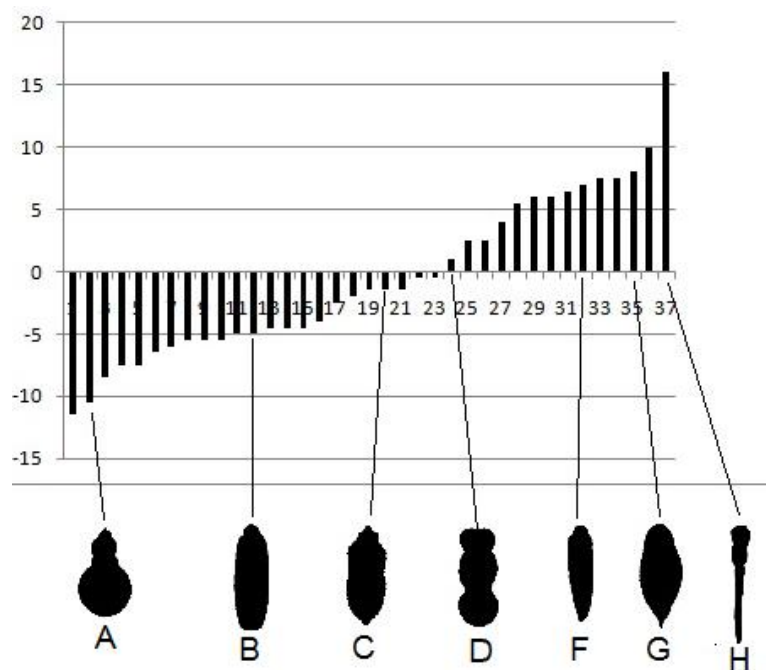


Рисунок 172 Динамический спектр хортобионтных беспозвоночных, обитателей зарослей Иван-чая; А – *Arachnida*; В и С – *Hemiptera*; D – *Diptera*; F – *Orthoptera*; G – *Homoptera*; H – *Odonata* (по М.В. Луниной, 2015)

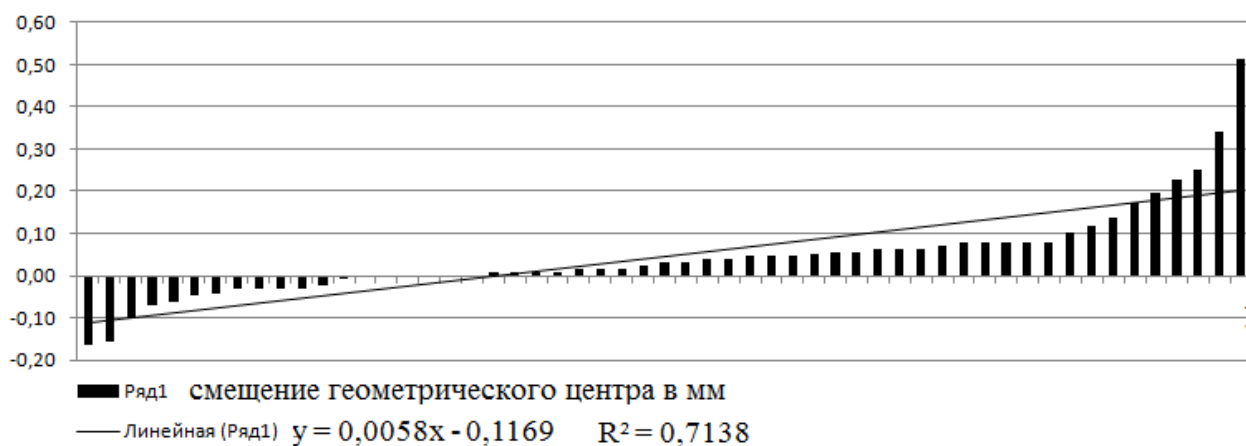


Рисунок 173 – Динамический спектр сообщества хортобионтных беспозвоночных ячменного поля

Наиболее выраженное отклонение от симметричного состояния характерно для динамического спектра хортобионтных беспозвоночных агроценоза (рис. 173). В частности, для динамического спектра такого сообщества характерно увеличение числа форм организмов со смещением геометрического центра дорсовентральной проекции вперед (к головному концу тела). Т.е. в агроценозе (ячменное поле) при уменьшении таксономического и экоморфологического разнообразия беспозвоночных должна уменьшаться и общая энергетическая проводимость сообщества.

Однако этого не происходит, так как падение энергетической проводимости сообщества за счет сокращения таксономического и экоморфологического разнообразия компенсируется увеличением числа форм организмов имеющих высокую скорость перемещения в пространстве (прыгающие и активно летающие насекомые), которые, к тому же, и значительно увеличивают свою численность.

Таким образом, сообщество хортобионтных беспозвоночных имеет стабильность, и длительное время сохраняет свою структуру, т.к. имеет место динамическая симметрия сообщества. Происходящие изменения таксономической или экологической структуры (набора экологических групп) сообщества происходят на фоне сохраняющейся динамической симметрии. В этом и состоит реализация фундаментального свойства сообщества как системы – его существование.

Заключение к четвертой главе

Фактор гравитации является системообразующим не только на уровне адаптивных систем организма, но и на уровне надорганизменных систем.

На уровне организменной системы гравитационное взаимодействие определяет симметрию распределения масс, и через это формируется определенный динамический тип формы организма. Динамический тип формы обладает динамической асимметрией и, вследствие этого, способностью к пространственной ориентации и движению. На морфолого-геометрическом уровне это выражается в типе геометрической симметрии, определенном габитусе, способе локомоции и соответствующем наборе локомоторных структур.

На уровне надорганизменных систем гравитационный фактор также определяет симметрию распределения масс. С точки зрения морфолого-геометрического подхода, действие гравитационного фактора выражается в пространственной симметрии экосистем и ландшафтов. Морфолого-геометрический подход к изучению пространственной структуры природных

тел подробно рассмотрен С.Н. Кирпотиным (2005 б). Однако кроме геометрической симметрии надорганизменные системы обладают и динамической симметрией. Динамическая симметрия или симметрия взаимодействия на уровне экосистем реализуется в виде сохраняющейся структуры вещественно-энергетических потоков.

До настоящего времени сохраняющаяся структура вещественно-энергетического потока экосистемы описывается либо с позиций термодинамического подхода через определение биомассы и концентрации веществ в блочной модели экосистемы с применением балансовых методов, либо через описание таксономической или экоморфологической структуры сообществ, зооценозов, фитоценозов, таксоценов, либо через сохранение генетических, демографических параметров популяций. Существующий разрыв между структурными и энергетическими характеристиками экосистемы определяется отсутствием структурного элемента, обладающего одновременно пространственными и энергетическими параметрами. Другими словами, биологическая форма до сих пор не имеет энергетического выражения. Поэтому отдельно рассматривается разнообразие форм экосистемы и ее энергия. Отдельно рассматривается форма живого в рамках геометрического подхода, и отдельно рассматривается взаимодействие живого (генетическое, физиологическое, поведенческое, химическое, физическое и т.д.). Ни одна морфологическая структура не является параметром взаимодействия, она результат взаимодействия. Отсюда, невозможность вскрытия динамической симметрии экосистемы при ее рассмотрении с морфолого-геометрических позиций. Динамическая симметрия надорганизменной системы может быть вскрыта только на основе рассмотрения параметров взаимодействия.

Динамическая форма организма есть не что иное, как являющееся взаимодействие. А центр тяжести тела является параметром взаимодействия, т.к. он не имеет морфологического выражения и проявляется в процессе гравитационного взаимодействия. Поэтому при рассмотрении динамического спектра форм в выборке из функционирующей экосистемы, построенного на

основе не морфологического, а динамического параметра, такого как положение центра тяжести на продольной оси тела, мы наблюдаем устойчивую структуру спектра. Выявляемая в выборке, устойчивая структура динамического спектра сообщества хортобионтных беспозвоночных существует только благодаря тому, что динамические жизненные формы беспозвоночных — необходимые части действующего механизма, обеспечивающего вещественно-энергетический поток в экосистеме.

Для наглядности динамическую симметрию функционирующей экосистемы можно сравнить с динамической симметрией бьющего фонтана. Форма фонтана будет определяться как внешними причинами, такими как гравитационное взаимодействие, наличие или отсутствие бокового ветра, достаточного наличия источников воды, так и внутренними. Внутренние причины, определяющие красоту бьющего фонтана, это его функционирующие части, такие как диаметр и наклон форсунки, из которой бьет вода, мощность водяной помпы, подающей под давлением воду на форсунку. При этом, мощность помпы и диаметр форсунки должны быть определенным образом подобраны и соответствовать друг другу для обеспечения необходимой проводимости потока воды, чтобы была нужная скорость течения и масса выбрасываемой воды в единицу времени. Только при наличии и функционировании всех частей фонтана, при действии внешних управляющих факторов мы сможем любоваться его красотой. Но, если мы внимательно посмотрим на части фонтана, то станет понятно, что не важны материалы, из которых сделана форсунка и ее геометрия, но важна ее пропускная способность и наклон к линии горизонта, не важна конструкция водяной помпы, но важно, какое давление воды она может создать.

Точно так же, динамические жизненные формы, как части механизма, обеспечивающие вещественно-энергетическую проводимость экосистемы, неслучайны. Поэтому в зависимости от специфики вещественно-энергетической проводимости экосистемы, определяемой не только

внутренними процессами, но и внешними взаимодействиями экосистемы как целого, мы наблюдаем симметрию или асимметрию ее динамического спектра.

Вместо заключения

Необходимо подвести итог. Один из моих учителей говорил: "Чтобы понять, что ты сделал, необходимо после окончания своего повествования ответить на вопрос «Ну, и что?». После ответа на этот вопрос необходимо задать его вновь и попытаться еще раз на него ответить. А потом еще раз...». Каждый последующий ответ наполняет новым содержанием теоретические конструкции и открывает для них будущее. Только в этом случае продолжается научное познание.

Вероятно, лучшим ответом на первый "Ну, и что?" будет практическая реализация некоторых положений, высказанных в работе. С этой целью смоделирована "жизненная форма" в виде автономно летающего энтоморфного робота-бабочки (фото 3).

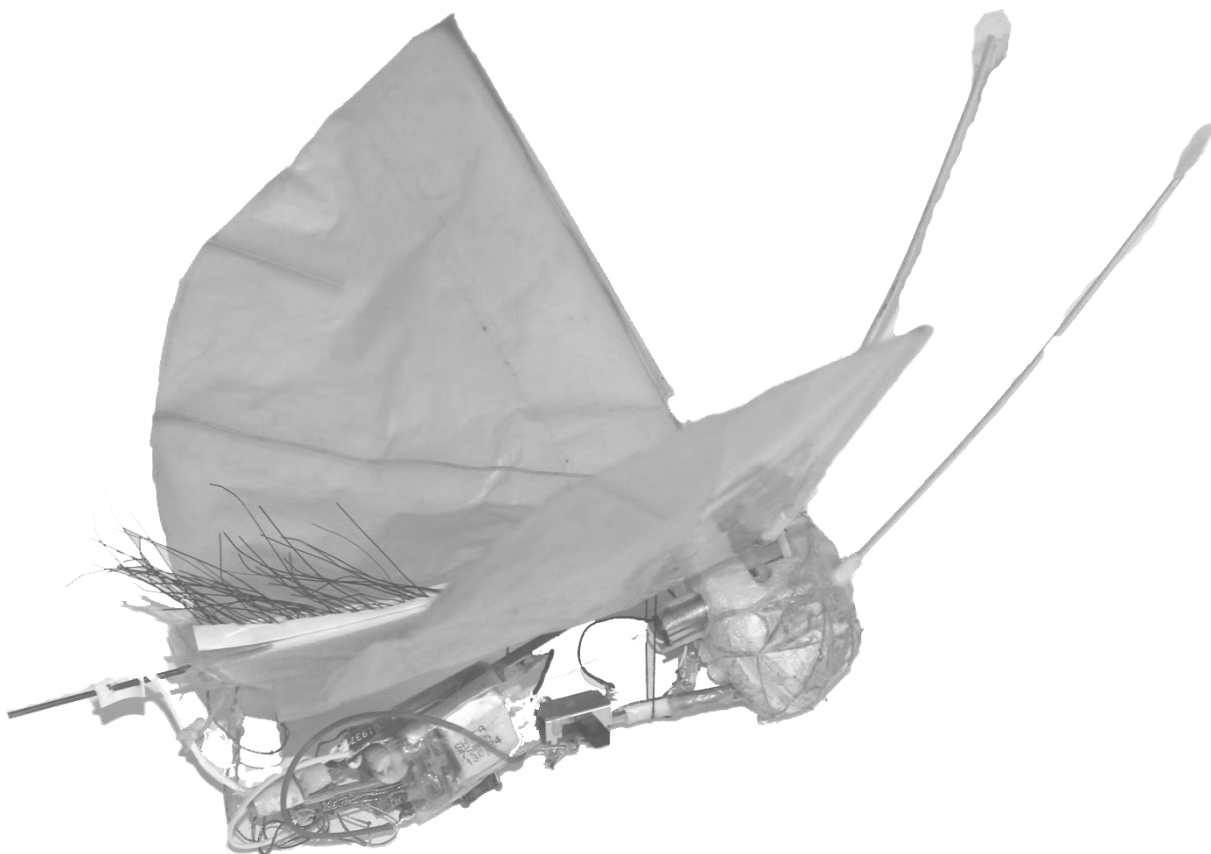


Фото 3 – Автономно летающий энтоморфный робот-бабочка

Робот принципиально отличается от известных энтомоморфных летающих роботов. Принципиальное отличие состоит в том, что на дорсальной проекции геометрический центр лежит впереди центра тяжести. В соответствии с этим, робот не способен к планированию, не имеет механизмов стабилизации планерного (самолетного) типа и реализует классический порхающий полет бабочки. В конструкции реализуется динамический цикл формы за счет того, что крыло робота не только совершает колебания "вверх-вниз" но и отклоняется "вперед-назад". Как результат, при ударе крыльями "вниз" и смещении их по диагонали вперед форма робота соответствует третьему динамическому типу форм, а при ударе "вверх" крылья отклоняются назад, и форма робота соответствует второму динамическому типу.

Летные испытания показали не только удивительное внешнее сходство летящего робота с порхающей бабочкой, но и сходство его полетных характеристик с бабочкой капустной белянки *Pieris brassicae* L., что отражено в таблице 15.

Таблица 15.

Сравнение полетных характеристик энтомоморфного робота-бабочки с полетными характеристиками *Pieris brassicae* L.

№ п/п	Жизненная форма	Asv мм	Коэфф ициент k	Количество взмахов крыльями в секунду (v)	Скорость полета, Vп, м/с
1	Имаго <i>Pieris brassicae</i> L.	15	16	12	2,88
2	Энтомоморфный робот-бабочка	60	4	12	2,88 (расчетная) 2,5 (реализованная)

Ну, и что? ...

Ответом на второй "Ну, и что?" может явиться указание на возможность значительного расширения круга жизненных форм, изучаемых в единой метрической системе форм.

В связи с тем, что динамическая жизненная форма рассматривается за рамками геометрического и морфологического подходов, открывается

возможность выделения динамических жизненных форм не только насекомых или животных, но и растений. Это значительно расширяет спектр современных направлений биоморфологии обозначенных, например, Н.П. Савиных и В.А. Черёмушкиной (2015). Понятие о динамической жизненной форме открывает возможность описывать и изучать количественными методами не отдельные таксоцены, а биоценоз в целом. Возможно с единых методологических позиций в рамках одного научного исследования изучение динамических жизненных форм, как животных, так и растений.

В виду ограниченности объемов монографии здесь обозначим лишь одно направление будущего исследования.

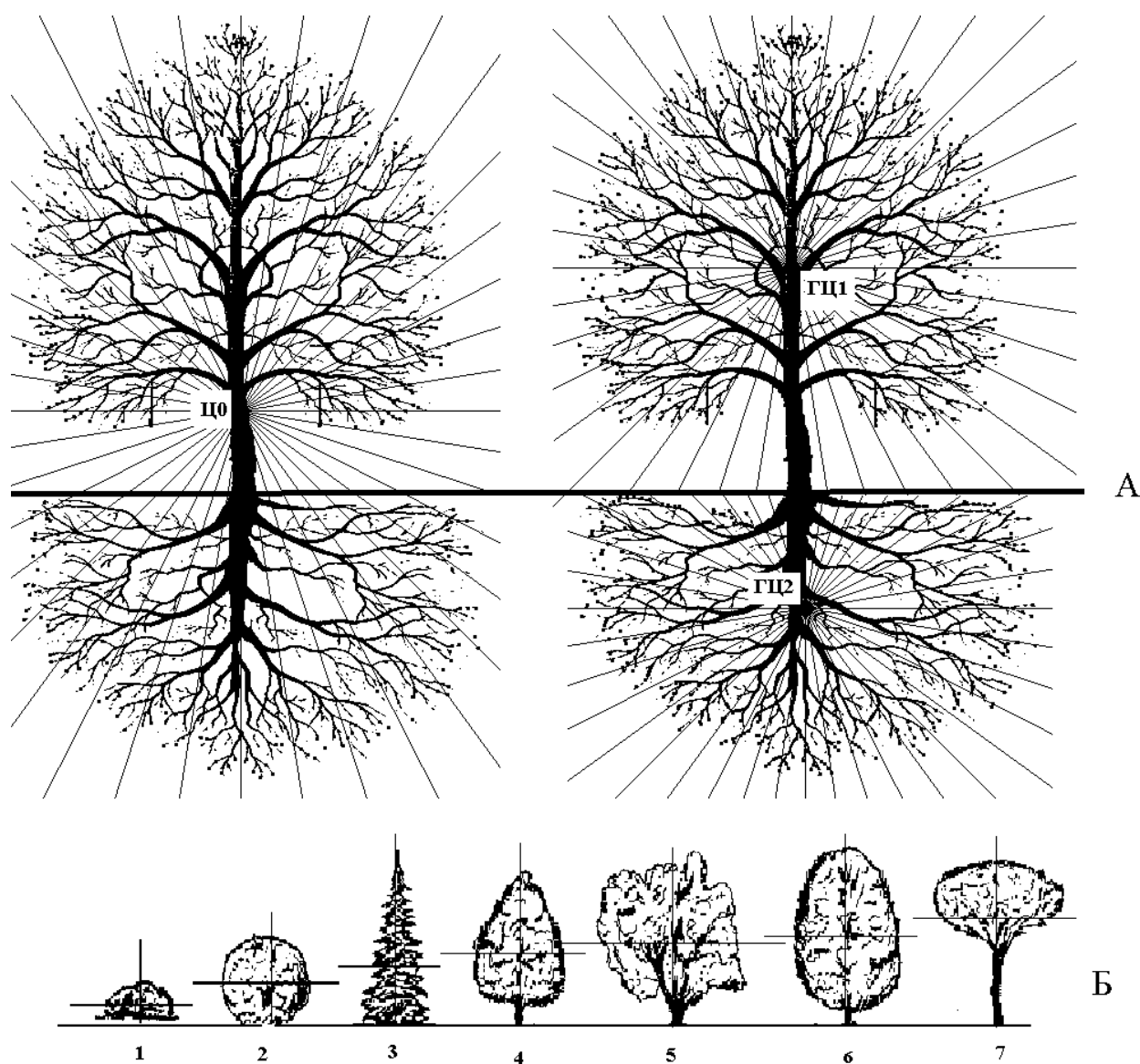


Рисунок 174 – Пример описания габитуса растения в полярной системе координат – (А) и динамический спектр растений – (Б)

Движение относительно, и растения несколько отличным от животных образом, но все же организуют мощный вещественно-энергетический поток. И если изменить морфологический параметр в системе жизненных форм растений Раункиера, такой как защищенность и положение почек возобновления над уровнем земли, на динамический параметр – центр тяжести ($\Sigma 0$) или геометрический центр надземной системы побегов ($\Gamma \Sigma 1$) или корневой системы ($\Gamma \Sigma 2$) (рис. 174 А), то мы получим вместо классического спектра жизненных форм Раункиера динамический спектр (рис. 174 Б).

Построенный таким образом динамический спектр будет отражать ряд растений, ранжированный по мощности вещественно-энергетического потока, осуществляемого различными динамическими жизненными формами в биогеоценозе. В силу универсальности законов движения и организации форм живого, динамический спектр жизненных форм растений может рассматриваться в ряду других динамических спектров, к примеру, насекомых или грибов.

Ну, и что? ...

Литература

1. Абдурахманов Г.М., Багирова И.А. Анализ жизненных форм жуžелиц Самурского бассейна// Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, №3. – С.151-157;
2. Абдурахманов Г.М., Бутаева Г.М. Эколого-фаунистическая характеристика жуžелиц (Coleoptera, Cara2-dae) горной системы Дюльтыдаг. // Экология животных. Юг России: экология, развитие. 2010 №2. С.111-123;
3. Алеев Ю.Г. Гидродинамическое сопротивление и скорости движения нектеров. // Зоол. журн., 1974, 53, вып. 4, с. 493-507;
4. Алеев Ю.Г. Движение и движители нектеров. // Зоол. Журн., 1973, 52, вып.8 с. 1132-1141;
5. Алеев Ю.Г. Жизненная форма как система адаптаций. – Успехи соврем. биологии, 1980, 90, вып. 4 с. 462-477;
6. Алеев Ю.Г. Экоморфология. – Киев: Наук. Думка, 1986. – 424 с;
7. Алеев Ю.Г., Бурдак В.Д. Эколого-морфологические конвергенции и единая экоморфологическая система организмов. – Экология моря, 1984, вып.17, с. 3-17;
8. Александер Р. Биомеханика М.: Мир,1970. 339с;
9. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000;
10. Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем //Принципы системной организации функций. М., «Наука», 1973, с. 5-61;
11. Антонов И.А., Плешанов А.С. Ландшатно-экологичекие комплексы муравьев Байкальской Сибири// Сиб. экол. журн., 2008. Т.15. №1. С.53-57;
12. Арнольди, К.В. Жизненные формы у муравьев. // Доклады АН СССР. –1937. - Т.16, вып.6, – С. 343-346;
13. Аферин В.С., Ивлиев Л.А. Пространственное распределение и последовательный учет хищных кокциnellид в агроценозах сои в Приморье. // Роль насекомых в биоценозах Дальнего Востока. – Владивосток, 1988. – С. 4-12;
14. Баканов А.И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 5-18;
15. Бей-Биенко, Г. Я., Мищенко Л. Л. Саранчевые фауны СССР и сопредельных стран: в 2 ч. / АН СССР. – М., Л.: изд-во АН СССР, 1951. – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим музеем Академии наук, вып. 38);
16. Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: 1994.1-250;
17. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 61, вып. 5. С. 3-30;
18. Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, № 2. С. 22-38;
19. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. 1: 1-476, 2: 1-445;
20. Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора. // Вавиловское наследие в современной биологии. – М.: Наука, 1989. – С.155-169;
21. Бенкевич, В.М. К биологии семиточечной коровки *Coccinella 7-punctata*. // Уч. зап. Орехово-Зуевского пед. ин-та, 1958. Вып.11. – С. 127-133;
22. Берестнева Р.Ф. Материалы к фауне семейства Coccinellidae Томской области. // Уч. зап. Томского ун-та. – Томск, 1967. – Т.53. – С. 60-67;
23. Бобков А.Н. Общая теория систем и диалектика единого и множественного// Философия и общество. 2005. №4 (41). С. 56-72;
24. Богач, Я.Я. Жизненные формы стафилинид и их использование для биоиндикации качества жизненной среды. // Жизненные формы и стратегии организмов и их использование для состояния жизненной среды. – Чешские будеевице, 1989. – С. 5-6;

25. Бровар В. Я. Силы тяжести и морфология животных. М., изд-во АН СССР, 1960;
26. Бродский А.К. Полет насекомых с высокой частотой взмаха крыльев //Энтомологическое обозрение, 1986 Т.65 №2 С.269-279;
27. Бродский А.К. Механика полета насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. - 207 с;
28. Гайдес М.А. Общая теория систем (Системы и системный анализ). – Винница: Глобус-пресс, 2005. - 201 с;
29. Гамс Gams H. Prinzipienfragen der vegetationsforschung // Vierteljahrschr naturforsch gesellsch. – Zürich, 1918;
30. Герасимов А.М. Насекомые чешуекрылые. // Фауна СССР. 41. гусеницы. – М.: Наука, 1952;
31. Гиляров М.С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 276 с;
32. Голощапова Н.П. Поведение колембол разных жизненных форм // Автореф. дисс. к.б.н. 2003, 16 с;
33. Горохов А.В. Жизненные формы сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) Средней Азии. //Энтомол. обозр. – 1979. – Т. 58, вып. 3. – С. 506-521;
34. Гродницкий Д.Л. Две теории биологической эволюции. – Красноярск, 2000. 180с;
35. Гродницкий Д.Л. Эволюция полета насекомых. Природа. 1994 №8. С. 27-32;
36. Гродницкий Д. Л., Козлов М.В. Функциональная морфология крыльев некоторых представителей подотряда Papilionina (Lepidoptera)//Вестник зоологии. 1990. N2. С. 58-64;
37. Гродницкий Д.Л. Проблемы функциональной интерпретации некоторых одинаковых морфологических структур на крыльях насекомых и объяснения вторичного сходства организмов. // Журн. общ. биологии. 1995 Т56 №4. С. 438-449;
38. Гродницкий Д.Л. Строение и возможные функции чешуйчатого покрова крыльев дневных бабочек (Lepidoptera, Hesperioidea, Papilionoidea)// Энтомологическое обозрение. 1988. Т. 67, N 2. С. 251-256;
39. Гродницкий Д.Л. Функциональная морфология крыльев насекомых с полным превращением // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. 1996 29с;
40. Гродницкий Д.Л., Козлов М.В. Функциональная морфология крылового аппарата и особенности полета первичных молей (Lepidoptera, Micropterigidae, Erlocranildae)//Зоологический журнал. 1985. Т. 64, N 11. С. 1661-1671;
41. Гурьева, Е. Л. Жуки-щелкуны (Elateridae). Подсемейство Elaterinae. Трибы Megapenthini, Physorhinini, Ampedini, Elaterini, Pomachiliini / Е. Л. Гурьева // Фауна СССР. Жесткокрылые. – Л.: Наука, 1979. – Т. XII, вып. 4. – 453 с;
42. Гусев О.К., Савойская Г.И. К фауне кокцинеллид Северо-Западного Прибайкалья. // Тр. Восточно-сиб. фил. (Сиб. отд. АН СССР) сер.зоол. – 1961. – Т.36. – С. 106-108;
43. Гусева В.С., Литвинова Н.Ф., Крицкая И.Г. Спектры жизненных форм саранчовых открытых биотопов в зонально-географическом аспекте. // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С. 111-118;
44. Джиллер П. Структура сообщества и экологическая ниша: Пер. с англ. – М. Мир, 1988. 184с;
45. Дизер Ю.Б. О физиологической роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок (Tenebrionidae). // Зоол. журн. – 1954. – Т.34 вып.2, С. 319-322;
46. Добржанский Ф.Г. Материалы для фауны Coccinellidae (Coleoptera) Якутии // Материалы комиссии по изучению Якутской АССР – 1926. – С. 1-10;
47. Добржанский Ф.Г. Материалы для фауны Coccinellidae (Coleoptera) Якутии // Тр. зоол. ин-та АН СССР. –1932. –Т.1. – С. 483-486;
48. Доржиева О.Д., Чимитова А.Б. Структура населения жуков-чернотелок степей Забайкалья // Вестник Бурятского госуниверситета, 2010 №4. С.164-166;

49. Егоров С.Л., Макаров К.В. Количественный анализ в морфо-экологических исследованиях (на примере построения системы жизненных форм рода *Carabus* L.). // Жизненные формы и стратегии организмов и их использование для биоиндикации состояния жизненной среды. – Чешские Будеевице, 1989. С. 12-13;
50. Ермолаев В.Н. Обзор фауны семейства Coccinellidae окрестностей г. Красноярска. // Тр. среднесибирского геогр. общества. секц. зоол. – Красноярск, 1930. – Т.1. – С. 232-238;
51. Есенбекова П. А. Полужесткокрылые (Heteroptera) Казахстана.: Алматы: «Нур-Принт», 2013. – 349 с;
52. Есюнин С.Н., Козьминых В.О. Материалы к фауне жесткокрылых за казника "Троцкий"// Членистоногие охраняемых территорий Челябинской области: Информ. материалы. – Свердловск: УрОАН СССР, 1992. – С. 59-67;
53. Жантиев Р.Д. Таксономический и экологический анализ семейства Denestidae (Coleoptera). // Автореф. дис. канд. биол. наук. – М.гМГН, 1965. – С.1-15;
54. Жеребцов А.К. 1985. Фауна и жизненные формы жуужелиц Среднего Поволжья // IX Междунар. коллокви. по почв. зоол., Москва, 16-20.08.85, Тез. докл. С. 323;
55. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2003. 542 с;
56. Жерихин В.В. Эволюционная биоценология: Проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Москва, "Недра", 1994. С. 13–20;
57. Жуков В.Н., Зубков А.Ф. Концепция саморегуляции биоценологических процессов в агроэкосистеме. 3. Оценка фитоценологических связей в посевах яровой пшеницы Юго-Востока ЦЧП и Северо-Запада НЗ// Вестник защиты растений 2007, 3. С. 3-14;
58. Заболоцкий А.А. Термо- и фототаксисы личинок Chironomidae // Зоол. журн. 1939. – Т. 18, вып. 6. – С. 976-988;
59. Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. – М.: Наука, 1974 1-142;
60. Заренков Н.А. Теоретическая биология. – М.: Изд-во Московского университета, 1988. – 216 с. 1988;
61. Заренков Н.А. Симметрии и гомологии Геометриды // Журнал общей биологии, 2005, Т. 66, № 6. С. 503-521;
62. Заренков Н.А. Опыт приложения неклассических симметрий к природным биоморфам. // Журнал общ. биол., 2007, Т. 68, №6. С. 403-423;
63. Заславский В.А. Coccinellidae. – В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. М.; Л., 1965 Т.2. – С. 319-332;
64. Земкова Р.К. Материалы по фауне кокцинеллид горных лесов Саян и Кузнецкого Ала-Тау. // Фауна и экология членистоногих Сибири. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1966. – С. 191-194;
65. Злобин Ю.А. Основные тенденции развития эколого-функциональных классификаций растений// Известия Самарского научного центра РАН 2012. Т.14 №1(6). С. 1470-1472;
66. Зотин А.И., Зотин А.А. Наведение, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. Термодинамические основы. – М: Наука, 1999, 490с;
67. Зубков А.Ф. Агробеоценология. СПб, 2000, 208с;
68. Зубков А.Ф. Биоценологические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология. 1996. №2. С. 89-95;
69. Зубков А.Ф. Становление и развитие биоценологии (III). / Вестник защиты растений, 2005, 3, с. 26-38;
70. Исаева В.В., Сумина Е.Л., Сумин Д.Л. Преобразования симметрии в морфогенезе сообществ нитчатых цианобактерий (Prokaryota) и культивируемых клеток некоторых Metazoa (Eukaryota) // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 304-319 <http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/>;

71. Кадыров А.Х., Якубова Д.Ш., Дадабаев Х.Р. Видовой состав и распределение жуков Staphylinidae (Coleoptera) по биотопам // Известия академии наук республики Таджикистан отделение биологических и медицинских наук. – 2014 №3 (187). С. 26-33;
72. Каплин В. Г. Жизненные формы полужесткокрылых инфраотряда Pentatomomorpha (Heteroptera) Каракумов // Энтомологическое обозрение. 1992. 71, N3, – С. 523-546;
73. Каплин В.Г. Жизненные формы открытоживущих цикадовых (Homoptera, Cicadinea) Каракумов. // Журн. общ. биол. 1986. – Т.47, вып.5. – С. 667-676;
74. Карамзина И.О. Фауна и экология прямокрылых насекомых (Orthoptera) Хиганского государственного природного заповедника // Евразийский энтомологический журнал. 2010 9(2): 187-194;
75. Каргапольцева И.А., Васильева С.С. Макрозоофитос в составе консорциев рясковых (Lemnaceae) на примере устьевого участка реки Березовка (г. Воткинск, Удмуртская республика) // Вестник Удмуртского университета/ Биология. Науки о земле. 2011. Вып. 1 с. 56–66;
76. Кауфман Б.З. Возможное эволюционное значение реакции термопреференции пойкилотермных животных. // Журн. общ. биол. –1985. – Т. 46, вып.4, – С. 509-515;
77. Кауфман Б.З. Суточные ритмы фото- и термопреферендумов хищной коровки *Coccinella septempunctata* L. (Coleoptera, Coccinellidae) и тлей *Aphis* sp. (Homoptera, Aphidae). // Доклады АН СССР, – 1981. – Т. 261, вып.6, – С. 1510-1512;
78. Кашкаров Д.Н. Организм и сообщество. М.: 1933. 1-242;
79. Кашеев В. А. Классификация жизненных форм имаго стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Успехи энтомологии в СССР: жесткокрылые насекомые: Матер. 10 съезда Всес. энтомологического общества, Ленинград, 11-15 сент., 1989. Л., 1990, с. 65-67;
80. Кирпотин С.Н. О целесообразности использования физиологического подхода и принципов теории симметрии при выделении и изучении жизненных форм растений. // Krilovia. Т. 1. №1. 1999 С.15-25;
81. Кирпотин С.Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы. // Журн. общ. биол. 2005а. Т.66. №3. С. 239-250;
82. Кирпотин С.Н. Морфолого-геометрический подход к изучению пространственной структуры природных тел: от организма до ландшафта. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2005 б – 254 с;
83. Князева Н.И. Механорецепторы и жизненные формы саранчовых // Сиб. экол. ж. 1997. 4, N 3, с. 327-333;
84. Коблова Т.А. К вопросу о видовом составе фауны жуков в Оренбургской области// Фауна и экология насекомых Урала: Информационные материалы. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. – С.20-21;
85. Коблова Т.А. Кокциnellиды в степных условиях Оренбургской области. // Материалы науч. кон. "Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия", – Оренбург, 1984. –С.7-8;
86. Ковригина А.М. Жизненные формы личинок сетчатокрылых. // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. –М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. – С. 131-143;
87. Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. – М.: Высшая школа, 1961. – 184 с;
88. Козлов А. Т. Жизненные формы и поведение строящих личинок насекомых – Воронеж: Изд-во ун-та. 1993, 175 с;
89. Козлов А. Т., Харченко Н. А. Роль гравитации в формировании жизненных форм и поведения личинок насекомых Успехи энтомологии в СССР: экол. и фаунистика, неболыш. отряды насекомых: Матер. 10 съезда Всес. энтомологического общества, Ленинград, 11-15 сент., 1989. РАН. Зоол. ин-т. СПб. 1993, с. 31;
90. Козлов А.Т. О градации системы жизненных форм личинок ручейников. // Докл. АН СССР. – 1986. – Т.290, вып.4. – С. 1020-1024;

91. Козлов А.Т. Система жизненных форм личинок ручейников. // Докл. АН СССР. – 1983. – Т.271, вып. 3. – С. 762-765;
92. Коломиец Н.Г., Кузнецов В.Н. О необходимости охраны зимних скоплений хищных кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) южного Приморья. // Об охране насекомых. Тез. II совещ. –Ереван, 1975. – С.42-45;
93. Колосов Ю.М. Материалы к познанию энтомофауны Урала.VIII. Второе пополнение к спискам жуков Пермской губернии. // Записки УОЛЕ. – Свердловск, 1924. – Т.39. –С. 67-76;
94. Колосов Ю.М. Наши современные знания о фауне насекомых Среднего Урала. V. Коровки (Coccinellidae). // Изв. Уральского политехнического ин-та. – Свердловск, 1930. – Т.7. – С. 165-174;
95. Копанева Л.М., Калинин О.М., Васильев С.В. и др. Методические подходы к изучению жизненных форм саранчовых на примере подсемейства Oedipodinae. // Зоол. журн. – 1976. – Т.55, вып.5. – С. 701-714;
96. Коржуев П.А. Эволюция гравитация невесомость. – М.: Наука, 1971;
97. Криволицкий Д.А. Морфо-экологические типы панцирных клещей. //Зоол. журн. – 1955. – Т.44, вып.8. – С. 476-489;
98. Криволицкий Д. А. Понятие «жизненная форма» в экологии животных. // Журн. общ. биол. - 1967. – Т.28, вып.2. – С. 153-162;
99. Криволицкий, Д.А. Современные представления о жизненных формах животных. // Экология. – 1971. №3. – С. 13-25;
- 100.Кривошеина Н.П. О некоторых морфо-экологических типах личинок двукрылых (Diptera). // Журн. общ. биол. – 1959, –Т.20, вып. 5. – С. 405-409;
- 101.Крыжановский О.Л. О направлениях морфо-экологической эволюции жуков семейства Histeridae (Coleoptera)// Изв. РАН. Сер. биол., 1996, N 2, с. 176-184;
- 102.Крыжановский О.Л. О системе жизненных форм жуков семейства (Histeridae, Coieoptera). // Тр. Зоол. ин-та АН СССР.1989. – Т.202, – С. 87-105;
- 103.Кузнецов В.Н. Жуки-кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Дальнего Востока России. Часть1-2. Владивосток: Дальнаука. 1993. с.1-334;
- 104.Кулигин В.А., Кулигина Г.А., Корнева М.В. Фазовая скорость, групповая скорость и скорость переноса энергии (работа депонирована в ВИНТИ) Воронеж, 2002, 11с;
- 105.Курченко Е.И., Шорина Н.И. О концепции симметрии в ботанике // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2013. Вып. 32. №31. С 180-194;
- 106.Кюри П. Избранные труды/Перевод с французского. –М.–Л.: Наука, 1966. 400с;
- 107.Лагунов А.В. Жизненные формы хортобионтных полужесткокрылых (Hemiptera, Insecta) в Ильменском заповеднике //Известия Челябинского научного центра, вып. 2 (19), 2003;
- 108.Левич А. П. Структура экологических сообществ. М.: МГУ, 1980. 181 с;
- 109.Левушкин С.И. К постановке вопроса об экологическом фаунистическом комплексе // Журн. общ. биол.1974.,35, 5: 683-694;
- 110.Левушкин С.И. Понятие вида и экология. //Мат-лы к II Всесоюз. Совещ. «Вид и его продуктивностьареале». Вильнюс. 1976. С. 83-85;
- 111.Леонтьев Д.В., Акулов А.В. Экоморфема органического мира: опыт построения// Журн. общ. биологии. 2004 Т.65. №6. С.500-526;
- 112.Лер П.А. О некоторых адаптивных направлениях в эволюции ктырей (Diptera, Asilidae). // Зоол. журн. – 1973. – Т. 52, вып.7. – С. 1017-1025;
- 113.Ликвентов А.В. Суточные и сезонные изменения температурного предпочтения жуков *Pseudophonus pubescens* Mull. // Энтотол. Обзор., –1949. –Т.30, вып.3-4. –С. 208-215;
- 114.Ликвентов А.В. Использование предпочитаемой температуры при изучении поведения насекомых. // Зоол. журн. – 1960. – Т.39, вып.1. – С. 53-62;
- 115.Лунина М.В. Динамический спектр хортобионтных беспозвоночных сукцессионной экосистемы // Географическое пространство: сбалансированное развитие природы и

общества. Мат-лы IV заоч. Всеросс. с междунаро. участ. науч.-практ. конф., посвящ. 170-летию Рус. геогр. об-ва. – Челябинск: «Край Ра», 2015. С. 33-36;

116.Любарский Г. Ю. Эволюция, биостилистика и функциональная морфология семейства Cryptophagidae (Coleoptera, Clavicornia)// Ж. общ.биол.. 1994. 55, №6, с. 684-699;

117.Любарский Г.Ю. Архетип, стиль, и ранг в биологической систематике. М.: КМК ScientificPress,1996. 436с;

118.Любарский Г.Ю. Биостилистика и проблема классификации жизненных форм. // Журн. общ.биол. 1992. Т.53. Вып.5. С. 649-661;

119.Любищев А.А. О некоторых противоречиях общей таксономии. // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. – М.: Наука, 1982. – С. 84-112;

120.Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза. // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148-157;

121.Мазохин-Поршняков Г.А. Опыт экологической системы дневных чешуекрылых (Lepidoptera, Ropalocera). // Зоол. журн. –1952. – Т. 31, вып. 2. – С. 202-212;

122.Мазохин-Поршняков Г.А. Основные приспособительные черты чешуекрылых (Lepidoptera). // Зоол. журн., 1954, 33, вып. 4, с. 882-841;

123.Макаров К.В., Морфо-экологическая характеристика жизненных циклов жуков рода *Carabus* (L.) Thoms. // Жизненные формы и стратегии организмов и их использование для биоиндикации состояния жизненной среды. Тез.докл. Институт экологии ландшафтов АН ЧССР – 1989 С. 22-23;

124.Макаров К.В. Изучение морфологических адаптаций почвообитающих личинок на примере жуков (Coleoptera, Carabidae). // Проблемы почвенной зоологии. Материалы III (XIII) Всероссийского совещания по почвенной зоологии, Йошкар-Ола, 1-5 октября 2002. Издательство КМК. С. 107-108;

125.Макаров К.В., Егоров С. Л. Жизненные формы рода *Carabus* (L.) Thoms. (Coleoptera, Carabidae). // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. – М.: МГПИ им.В.И. Ленина 1986. –С. 10-25;

126.Медведев Г.С. Эколого-морфологические типы жуков чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии. // Фауна и экология насекомых Средней Азии. – Душанбе: Ирфон, 1970. –С. 26-44;

127.Медведев Л.Н., Самодерженков Е.В. Жизненные формы листоедов (Coleoptera, Chrysomelidae) // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. М.: МГПИ имени В.И. Ленина, 1986. С. 91-104;

128.Мизер А.В. К эколого-зоогеографической характеристики жуков семейства Coccinellidae Левобережной Украины// Энтомол. обозр. 1974. Т.53. Вып.3. С. 572-579;

129.Мирабдуллаев И.М. Биологическая систематика: филогенетический и экоморфологический подходы// Вестн. Зоол., 1997. 31, N 4, с. 11-15;

130.Мордвилко А.К. К биологии и морфологии тлей (сем. Aphididae). // Труды Русск. энт. о-ва. – 1901. – Т.33. – С. 1-84;

131.Мордкович В.Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 110 с;

132.Мордкович В.Г., Волковинцер В.В. Приспособительные типы жуков чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в природном градиенте условий. // Вопросы экологии. – Новосибирск, 1973, вып.2. – С. 5-22;

133.Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. Степные катены. – Новосибирск: Наука, 1985. – 114 с;

134.Мордкович В.Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. –110 с;

135.Набиуллина Л.И. К вопросу о характеристике жизненных форм личинок кокцинеллид// Вестн. Челяб. гос. пед. ун-та. Сер. 4. 1996, N 1, с. 239-240;

136.Нарзикулов М.Н. Тли (Homoptera, Aphididae) Таджикистана и сопредельных республик Средней Азии. // Фауна ТаджССР. – Душанбе. 1962. – Т.9, вып.1. – 272 с;

137. Нарзикулов М.Н. О жизненных формах насекомых, их становлении и эволюции. // Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: ИРФОН, 1970. – С. 3-25;
138. Несис К.Н., Нигматуллин Ч.М. Жизненная форма и возможности использования этого понятия в анализе эволюционных стратегий жизненного цикла. // Журн. общ. биол., 2003. Т.64. №3. С.227-237;
139. Наумов Н.П. Экология животных. – М.: Советская наука, 1955. – 533 с;
140. Нефедов Н.И. Зональный характер в распределении кокцинеллид Кабардино-Балкарской АССР. // Уч. зап. Кабардино-Балкар. ун-та, 1961, Т.10. – С. 105-127;
141. Нефедов Н.И. Кокцинеллиды Ульяновской области. // Уч. зап. Кабардино-Балкар. ун-та, 1962, Т.12. – С. 173-185;
142. Нигматуллин Ч.М. Телеономия экологических систем // VIII съезд Гидробиологического общества РАН (16-23 сентября 2001 г., Калининград). Тезисы докладов. Т. 1. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 2001. С. 60-61;
143. Нигматуллин Ч.М. Целеполагание основных биологических систем: организм, популяция, сообщество и биосфера // Вестник Нижегородского университета им Н.И. Лобачевского. – Серия Биология. – Вып. 1 (9). – Н.Новгород: ННГУ, 2005. – С. 142-153;
144. Одум Ю. Основы экологии: Пер. 3-го англ. издания. – М.: Мир, 1975. 740с;
145. Ондар С.О. Механизмы функционирования ультраконтинентальной степной экосистемы Устойчивость и динамические процессы. На примере Убсу-Нурской котловины// Автореф. Дисс. Канд. Биол. Наук., 2001 23с;
146. Павлинов И.Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики? // Журн. общей биол. 1992. Т53, №5. С. 757-767;
147. Павлинов И.Я. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии. // Зоол. журн., 1999, Т. 78, №1. С.78-83;
148. Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии – еще один взгляд // Труды Зоолог. инст. РАН Приложение №1, 2009, с. 250-271;
149. Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общей биол., 2002. Т. 63. № 6. С. 473-493;
150. Павлинов И.Я. Замечания о биоморфике (экоморфологической систематике) // Журн. общей биол. 2010. Т.71. № 2. С.187-192;
151. Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: Эволюция идей. М: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 667с;
152. Парамонов А.А. Курс дарвинизма. – М.: Советская наука, 1945. – 432 с;
153. Пастер Л. Избранные труды в двух томах. Том 1. – М.: Издательство Академии Наук СССР, 1960. 1012с;
154. Пекин В.П. Оценка экологического благополучия кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) степной зоны Южного Урала на основе топологического анализа их видовых популяций. // Насекомые в биогеоценозах Урала. – Свердловск, 1989. – С. 52-53;
155. Пекин В.П. Экологическая валентность и жизненные формы жуков-кокцинеллид // Автореферат диссертации канд. биол. наук. – Новосибирск, 1992, 23стр;
156. Пекин В.П. Термопреферентные реакции кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) как критерий межвидового сравнения // Сибирский биолог. журн. 1993. Вып. 4. С. 9-18;
157. Пекин В.П. Зимовочные скопления (*Coccinella 7-punctata* L., *Coccinella 5-punctata* L.) на Южном Урале // Экология 1995 N5 С.110-112;
158. Пекин В.П. Гигропреферентные реакции кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) // Сибирский экологический журнал, 1996а, Т. 3, №3-4 – С. 247-252;
159. Пекин В.П. Морфофизиологические адаптации кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) к аридным условиям. // Экология, 1996б N 4 С.282-285;
160. Пекин В.П. Изменение структуры сообществ кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) степной зоны юга Западной Сибири под антропогенным воздействием. // Вестник ЧГПУ – № 1. – 1996в. – С. 178-181;

161. Пекин В.П. Надвидовая структура сообществ герпето- и хортобионтных насекомых, как показатель состояния озеленительных комплексов г. Челябинска // Тезисы докладов и сообщений научно-практической конференции «Стратегия развития миллионного города» – Челябинск: ООО ЦОТ «Площадь Эволюции», 2000. – С.255;
162. Пекин В.П., Кадникова А.Е. Надвидовая структура сообществ хортобионтных насекомых урбобиогеоценозов г. Челябинска // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области: Материалы конференции. – Челябинск: ЧГПУ, 2001. С. 158-160;
163. Пекин В.П., Чичков Б.М. Габитуальное разнообразие кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири // Экология, 2002 №6. С. 466-471;
164. Пекин В.П. Описание форм организмов // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области: Материалы конференции. – Челябинск: ЧГПУ, 2001. С. 141-143;
165. Пекин В.П., Чичков Б.М. Проблемы описания структурно-функциональной организации сообществ // Проблемы экологии и экологического образования Челябинской области: Материалы конференции. – Челябинск: ЧГПУ, 2001. С. 143-145;
166. Пекин В.П., Чичков Б.М. Общие принципы организации форм насекомых // XII Съезд Русского энтомологического общества. Санкт-Петербург, 19-24 августа 2002 г. С.–Петербург, 2002. С. 277;
167. Пекин В.П. Новый подход к описанию форм организмов // Известия Челябинского научного центра, Вып. 2 (19), 2003 С.111-116;
168. Пекин В.П., Чичков Б.М. Основы динамической морфометрии // Сибирская зоологическая конференция: Тезисы докладов. Всероссийская конференция посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН. Новосибирск, 2004. С. 302;
169. Пекин В.П. Гравитационные адаптации беспозвоночных животных // Экологическая политика устойчивого развития Челябинской области: Материалы межрегиональной научно-практической конференции. Челябинск, 2005. С. 210-212;
170. Пекин В.П., Чичков Б.М. Динамические типы форм наземных беспозвоночных // Известия Челябинского научного центра УрО РАН. 2006. № 2. С. 72-77;
171. Пекин В.П. Эколого-фаунистический обзор кокцинеллид Урала и юга Западной Сибири // Вестник Челябинского государственного университета. 2007. № 6. С. 95-107;
172. Пекин В. П., Чичков Б.М. Центр тяжести и динамические типы форм наземных беспозвоночных // Экология, 2008, №1 С. 50-57;
173. Пекин В.П. Гравитационный фактор и симметрия в климаксом сообществе хортобионтных беспозвоночных // Географическое пространство: сбалансированное развитие природы и общества. Мат-лы IV заоч. Всеросс. с междунаро. участ. науч.-практ. конф., посвящ. 170-летию Рус. геогр. об-ва. – Челябинск: «Край Ра», 2015. С. 36-43;
174. Пекин В.П. Жизненные формы и динамический спектр хортобионтных полужесткокрылых (Hemiptera, Insecta) в Ильменском заповеднике // Географическое пространство: сбалансированное развитие природы и общества. Мат-лы IV заоч. Всеросс. с междунаро. участ. науч.-практ. конф., посвящ. 170-летию Рус. геогр. об-ва. – Челябинск: «Край Ра», 2015. С. 43-46;
175. Пекин В.П. Прыжок жука-щелкуна // Экология в средней и высшей школе: синтез науки и образования: материалы IV Всероссийской научно-практической конференции. 2016. Издательство: Южно-Уральский государственный гуманитарно-педагогический университет (Челябинск). С 111-114;
176. Пекин В.П. Способ определения плотности тел. Патет на изобретение №2618504 – 2017;
177. Пекин К.В., Пекин В.П. К изучению морфопространства габитусов насекомых // Современные зоологические исследования в России и сопредельных странах: материалы I Международной научно-практической конференции, посвященной 75-летию со дня

- рождения М.А. Козлова/ Под ред. А. В. Димитриева, Л. В. Егорова, Е. А. Синичкина. – Чебоксары: типография "Новое время", 2011. – 135-137с.: илл;
- 178.Плешанов А.С. Хищные насекомые лиственного леса // Вредители лиственных сибирской. – М.: Наука – 1966. – С. 288-290;
- 179.Поздняков А.А. Плюрализм в теоретической биологии. // XXII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции (сборник докладов): в 2-х т. Т. 1. Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ун-т. 2008. С. 179-186;
- 180.Поздняков А.А. Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. Биологии – 2005. – Т.66. №4. – С.326-335;
- 181.Поздняков А.А. Онтологический статус таксонов с традиционной точки зрения // Линнеевский сборник/ Под ред. Павлинова И.Я. Сб. труд. Зоол. муз. МГУ. Т.48 – М.: Изд-во МГУ, 2007. – С. 261-304;
- 182.Покивайло А.А. Состав и динамика сообществ прямокрылых насекомых (Orthoptera) Юго-Западного Таджикистана. I. Сообщества равнин. // Сиб. экол. журн., 2008а Т.15. №1. – С.31-42;
- 183.Покивайло А.А. Состав и динамика сообществ прямокрылых насекомых (Orthoptera) Юго-Западного Таджикистана. II. Сообщества склонов. // Сиб. экол. журн., 2008б Т.15. №5. – С.699-708;
- 184.Полякова Г.М. Биотопическое распределение кокцинеллид Самарской Луки. // Уч. зап. Куйбыш. гос. пед. ин-та, 1977, N199. – С. 68-74;
- 185.Полякова Г.М. Видовой состав и некоторые вопросы стациального распределения кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Среднего Поволжья. // Уч. зап. Куйбыш. гос. пед. ин-та, 1970, N80. – С. 46-57;
- 186.Пономарева С.М., Малков П.Ю., Дубатолов В.В., Чернышев С.Э., Баркалов А.В., Легалов А.А., Чеснокова С.В. Пространственно-типологическая организация населения беспозвоночных травяного покрова Северо-Восточного Алтая // Сибирский экологический журнал. – 2008. – Вып. 5. – С. 727-738;
- 187.Поппер К. Логика и рост научного знания. – М.: Прогресс, 1983. – 605 с;
- 188.Потоцкая В.А. Некоторые морфо-экологические типы личинок Staphylinidae. // Матер. II Всес. совещ. по проблемам почвенной зоологии. – М.: Наука, 1966. – С. 102-103;
- 189.Правдин Ф.Н. Жизненные формы у животных и принципы их классификации // Доклады Московского общества испытателей природы 1967-1968 гг. (зоология и ботаника). 1971. С.17-20;
- 190.Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой: Пер. с англ. / Общ. ред. В. И. Аршинова, Ю. Л. Климонтовича и Ю. В. Сачкова. – М.: Прогресс, 1986. – 432 с;
- 191.Приставко В.П. Жизненные формы насекомых как критерий при отборе видов-индикаторов для экологического мониторинга (на примере жуужелиц – Coleoptera, Cara2-dae) // Энтотол. обозр. 1984.Т. 63 (1) С. 52-56;
- 192.Притыкина Л.А. Материалы к морфо-экологической классификации личинок стрекот. // Энтотол. обозр. – 1965. – Т.44, вып. 3. – С. 503-519;
- 193.Р. Примаков. Основы сохранения биоразнообразия / Пер. с англ. О.С. Якименко, О.А.Зиновьевой. М.: Издательство Научного и учебно-методического центра, 2002. 256 с;
- 194.Работнов Т.А. Фитоценология. – М., 1983. – 296 с;
- 195.Рафес П.К. О жизненных формах насекомых, обитающих на Нарымских песках полупустынного Заволжья. // Энтотол. обозр. –1959. – Т.36, вып.1. – С. 18-31;
- 196.Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. – М.: Наука, 1991-540с;
- 197.Рогатных Д.Ю., Куберская О.В. Антропогенная трансформация населения жуужелиц (Coleoptera, Cara2-dae) в лесах Приамурья. //Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2015. №1. С.84-92;

198. Романкина М.Ю. Структурная организация населения жужелиц пойменных и суходольных лугов Тамбовской области, как индикатор качества природной среды. // Вестник ТГУ. 2014. Т.19, вып.5, – С.1344-1346;
199. Романкина М.Ю., Шарова И.Х. Комплексы лесных фитоценозов северной лесостепи // Вестник ТГУ. 2011. Т. 16, вып. 3, С. 948-952;
200. Россолимо Т.Е., Рыбалов Л.Б. Термо - и гигропреферендумы некоторых почвенных беспозвоночных в связи с их биотопическим распределением. // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, вып. 12. – С. 1802-1810;
201. Россолимо Т.Е. Высотное распределение и термопреферендум жужелиц в Хибинах. // Зоол. журн. – 1989. – Т.68, вып.4, – С. 58-65;
202. Рыбалов Л.Б. //Количественные методы в почвенной зоологии. – М: Наука, 1987. – С. 165-17;
203. Савинов А.Б. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). Н.Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. 205 с. (<http://rogov.zwz.ru/Macroeolution/savinov.doc>);
204. Савинов А.Б. Новая популяционная парадигма: популяция как симбиотическая самоуправляемая система // Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 181-196;
205. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – новые категории для паразитологии, экологии и эволюционной биологии // Матер. IV Всерос. Съезда Паразитол. о-ва при РАН. Т. 3. СПб.: «Лема», 2008. С. 122-126. (<http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/35/>);
206. Савинов А.Б. Развитие интегративной (симбиотической) теории эволюции (к знаменательным датам жизни и творчества Ламарка и Дарвина) // XXIII Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ, 2009. С. 113-124. (<http://www.sabcor.dmls.ru/article/page/43/>);
207. Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология. 2011а № 3. С. 164-169;
208. Савинов А.Б. Симбиотическая парадигма, как основа современной биологии и теории развития жизни. Некоторые методологические следствия // XXV Любимцевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск: УлГПУ, 2011б С. 76-84;
209. Савиных Н.П., Черёмушкина В.А. Биоморфология: современное состояние и перспективы // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Вып. 5. – С. 659-670;
210. Савойская Г.И. Кокцинеллиды (систематика, применение в борьбе с вредителями сельского хозяйства). – Алма-Ата: Наука, 1983а. – 248 с;
211. Савойская Г.И. Биология и перспективы использования кокцинеллид в борьбе с тлями плодовых культур на юго-востоке Казахстана. // Труды каз. ин-та защиты раст., 1965. – Т.9. С. 128-156;
212. Савойская Г.И. К изучению кокцинеллид Западной Сибири. // Уч. записки Томского пед. ин-та. – Томск. – 1961. – Т.19 вып.1. – С. 101-106;
213. Савойская Г.И. Личинки кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) фауны СССР. – Л.: Наука, 1983б. – 244 с;
214. Савойская Г.И. Насекомые – защитники урожая. – Алма-Ата, 1974а. – 126 с;
215. Савойская Г.И. Хищники вредителей сада. // Полезные насекомые садов и методы их учета. – Алма-Ата, 1974б. – С. 21-27;
216. Савойская Г.И., Тюмасева З.И. Материалы по фауне и биологии кокцинеллид Среднего приуралья. // Материалы по физиологии и экологии животных. – Алма-Ата, 1979. – Т.5. – С.35-45;
217. Свидерский В.Л. Полет насекомого. – М.: Наука, 1980; 136 с;
218. Северцев С.А. Дарвинизм и экология. // Зоол. журн. – 1937. Т.16. – С. 591-513;
219. Северцов А.С. Направленность эволюции – М.: Изд-во МГУ, 1990 – 272с;
220. Северцов А.С. Эволюция популяций и эволюция биоценозов// Зоол. журн. –1998. Т. 77, № 5. С. 517-526;

221. Седельников В.П., Сергеев М.Г. Пространственно-временная структура и иерархия биоразнообразия: опыт формализации понятийно-терминологического аппарата // Сибирский экологический журнал. 2004. Т.11 №5. С. 589-598;
222. Селихов А. Б. Применение метода эталонного сравнения форм для описания спектра жизненных форм энтомоценозов. Природное и культурное наследие Урала: Материалы I региональной науч.-практич. конф. /ЧГАКИ. – Челябинск, 2003. – С. 33-36;
223. Семьянов В. П. Особенности биологии двухточечной коровки в условиях Лен. обл. / В. П. Семьянов // Записки ЛСХИ. 1970. – т. 127. – с. 105-112;
224. Семьянов В.П. Фауна и стациальное распределение кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Ленинградской области. // Энтومол. обозр. – 1965. – Т.44, вып. 2. – С. 319-323;
225. Серебряков М.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.;
226. Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений. Итоги науки и техники. Серия ботаника. – М.: ВИНТИ, 1972. – Т.1. – С. 84-168;
227. Смирнов В.С. Оценка точности результатов учета численности животных. // Труды IX международного конгресса биологов-охотоведов. – М., 1970. – С. 268-272;
228. Стебаев И.В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и юго-восточного Алтая. // Зоол. журн. – 1970. Т.49, вып.3. – С. 325-338;
229. Стебаев И.В. Система адаптации прямокрылых насекомых (Orthoptera) к экстремальным условиям вблизи географического центра Азии// Сиб. экол. ж., 1997. 4, N 3, с. 253-262;
230. Стебаев И.В., Никитина С.И. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы. // Зоол. журн. – 1975а. – Т.54, вып.5. – С. 688-700;
231. Стебаев И.В., Никитина С.И. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы. // Зоол. журн. – 1975б. – Т.54, вып.9. – С 1326-1334;
232. Стебаев И.В., Никитина С.И. Особенности поведения саранчовых разных жизненных форм из степей и полупустынь Тувы, // Зоол. журн. – 1976. – Т.55, вып.5. – С 715-720;
233. Стебаев И.В., Омельченко Л.Б. Общие особенности морфоадапционных типов или жизненных форм саранчовых Южной Сибири и сопредельных территорий. // Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами. – Новосибирск: Изд-во Новосибирского ун-та, 1981. – С. 13-38;
234. Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Colleicbola). // Зоол. журн. – 1970. – Т.49, вып.10, – С. 1437-1455;
235. Стебаева С.К., Сухова Т.И., Щербаков Д.Ю. Отношение ногохвосток (Colembola) различных жизненных форм к градиенту температур. // Зоол. журн. – 1977. – Т.56, вып.7. – С.1021-1029;
236. Стебаева С.К. Жизненные формы. / С.К. Стебаева // Определитель коллембол фауны СССР. М.: Наука, 1988. – 214 с.;
237. Стебунова С.В. Структура и динамика консортивных связей *Lamium maculatum* L. в условиях Воронежской нагорной дубравы // Автореф. Канд. Дисс. 2010 23с.;
238. Степанова Р.К., Гирфанова Л.Н., Степанова Н.Д. К эколого-фаунистической характеристике кокцинеллид (Col. Coccinellidae) Башкирского Южного Урала, // Фауна и экология насекомых Урала. 1983;
239. Теленга Н. О роли энтомофагов в массовых размножениях насекомых. // Зоол. журн. – 1953. – Т.32, вып.1. – С.14-24;
240. Тихомирова А.Л. Сравнительные данные по гигропреферендуму стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae). // Зоол. журн.–1968. –Т. 47, вып.10, – С. 1498-1505;
241. Тихомирова А.Л. Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид. – М.: Наука, 1973. – 191 с;
242. Тихомиров С.И., Тихомирова А.Л. К методике изучения термопреферендума членистоногих, обитающих в лесной подстилке // Экология –1972. вып.1, – С. 70-77;

- 243.Томилова В.Н. Кокциnellиды городских зеленых насаждений Предбайкалья и Забайкалья. // Тр. XIII Международного энтомологического конгресса. – 1972. – Т. 3. – С 98;
- 244.Томилова В.Н. Энтомофауна зеленых насаждений города Иркутска. // Энт. обзор. – 1962. –Т. 41. вып.1. – С. 125-141;
- 245.Томилова В.Н., Дубешко Л.Н. Обзор видового состава наземных насекомых северо-западного побережья юго-западной части Байкала // Изв. Биол-геогр. при ИГУ. – Иркутск. – 1971. –Т. 25;
- 246.Томилова В.Н., Плешанов А.С. Кокциnellиды (Coleoptera, Coccinellidae) Прибайкалья. // Фауна и экология насекомых Восточной Сибири и Дальнего Востока. – Иркутск. – 1977. – С. 137-153;
- 247.Томс С.В. Терморегуляционное поведение некоторых среднеазиатских клопов щитников (Heteroptera, Pentatomidae)// Зоол. журн. 1981. Т.60. Вып.10. С. 1494-1498;
- 248.Томс С.В. Испарительное охлаждение у среднеазиатских клопов щитников (Heteroptera, Pentatomidae)// Журн. общ.биол. 1983. Т.46. Вып. 3. С. 398-405;
- 249.Томс С.В. Устойчивость к высыханию, у обитающих в пустыне полу жесткокрылых// Зоол. журн. 1984. Т.53. Вып. 10. С. 1484-1493;
- 250.Томс С.В. Методика изучения испарительного охлаждения у насекомых // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 12. С. 1886-1891;
- 251.Томс С.В. Эколого-физиологические адаптации полужесткокрылых (Heteroptera) к обитанию в аридных условиях// Вопросы экологической физиологии насекомых. М.: Наука, 1987а. С. 93-128;
- 252.Томс С.В., Корсун К.П. Температура тела дневных жесткокрылых, обитающих в аридных ландшафтах Средней Азии. // Зоол. журн. 1987б. Т.66. Вып. 6. С. 840-845;
- 253.Томс С.В. Действие высоких температур на организм *Adesmia gebleri* (Coleoptera, Tenebrionidae). // Зоол. журн. 1988;
- 254.Тюмасева З.И. К биологии массовых видов кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Южного Урала. // Фауна и экология насекомых Урала: Информ. материалы ИЭРиЖ. – Свердловск, 1983. – С. 53;
- 255.Тюмасева З.И., Лагунов А.В., Пекин В.П. Материалы по фауне кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Южного Урала. – М., 1984. 11 с. / Рукопись депонирована в ВИНТИ 1984 г. N 7138-84 Деп;
- 256.Тюмасева З.И. К биологии перспективных видов кокциnellид бассейна среднего течения реки Урал. //Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия.: Тезисы докладов. – Оренбург, 1984. – С. 20-22;
- 257.Тюмасева З.И., Пекин В.П. Адаптация кокциnellид к искусственным условиям содержания. // IX съезд всесоюзного энтомологического общества. Тезисы докладов, октябрь 1984г. – Киев, 1984. – С. 201;
- 258.Тюмасева З.И. Актуальные вопросы изучения кокциnellид Урала. // Вестник ЧГПУ – № 1. – 1996. – С. 172-177;
- 259.Тюмасева З.И. Лабораторное содержание насекомых как метод изучения их биологии. // Фауна и экология насекомых Урала: Информ. материала. – Свердловск, 1987. – С.49-51;
- 260.Тюмасева З.И. Материалы по фауне и биологии кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Среднего Приуралья. // Материалы по экологии и физиологии животных. – Алма-Ата, 1977. –Т.4. – С.86-94;
- 261.Тюмасева З.И. Особенности биологии кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Среднего Приуралья. // Материалы по экологии и физиологии животных – Алма-Ата, 1979б. – Т.5. –С.23-34;
- 262.Тюмасева З.И. Стациональное распределение кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Среднего Приуралья. – М, 1979а. –11 с. / Рукопись депонирована в ВИНТИ 1 июля 1979 г. N 5 – 79 Деп;
- 263.Тюмасева З.И. Кокциnellиды Урала и сопредельных территорий. – Челябинск: изд-во Челяб. гос. пед. Ун-та, 2013. – 248с;

264. Урманцев Ю.А. Биосимметрия // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1965, №1. С.75-87;
265. Урманцев Ю.А. Изомерия в живой природе. VI. Исследование свойств биологических изомеров // Бот. журн. 1973 №6. С.769-783;
266. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии: Философские и естественнонаучные аспекты. Изд. 2-е, стереотипное. – М.: КомКнига, 2006. –232с;
267. Ушатинская Р.С. Терморегуляция в классе насекомых // Вопросы экологической физиологии насекомых. М.: Наука, 1987. С. 5-46;
268. Фалькович М.И. Сезонное развитие пустынных чешуекрылых (Lepidoptera) Средней Азии и его историко-фаунистический анализ. // Энтомол. обозр. – 1979. – Т.58, вып.2, – С. 260-281;
269. Филатова И.Т. Хищные кокцинеллиды (Coleoptera, Coccinellidae) Юга Западной Сибири. // Автореферат канд. дисс. – Новосибирск, 1970а;
270. Филатова И.Т. Коровки (Coleoptera, Coccinellidae) Обь-Енисейского междуречья // Фауна Сибири. – Новосибирск: Наука Сиб. отд-ние, 1970б. – С. 88-100;
271. Филатова И.Т. Хищные кокцинеллиды Среднего Приобья. // Исследования по биологическому методу борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства. 1965, Т. 2 – С.135-139;
272. Фридерикс К. Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. – Л.–М.: Гос. изд-во колхозной и совхозной литературы, 1932. – 672 с;
273. Харченко Н.А., Свешников В.Н., Козлов А.Т., Афанасов В.С. Система жизненных форм и этоморф, строящих личинок лесных насекомых. // Докл. АН СССР. – 1989. – Т.308. Кб. –С. 1570-1574;
274. Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. – Л.: Наука, 1981. – 136 с;
275. Холин С.К. Фенотипическая изменчивость *Harmonia axyridis* Pall. (Coleoptera, Coccinellidae) в Приморском крае в географическом и хронологическом аспектах. // Роль насекомых в биоценозах Дал. Вост. – Владивосток, 1988. – С. 106-116;
276. Черепанов А.И. Насекомые тувинской автономной области. // Тр. Биол. ин-та Зап. Сиб. филиала АН СССР. – 1956, вып.1;
277. Чернов Ю. И. Понятие "животное население" и принципы геоэкологических исследований // Журн. общей биол. 1971. Т. 32. № 4. С. 425-438;
278. Черняховский М.Е. Строение кутикулы саранчовых в зависимости от условий мест обитания и ритма развития. // Журн. общей биол. – 1968а. – Т.29, вып.4. – С. 463-470;
279. Черняховский М.Е. Типы питания и структура мандибул у различных жизненных форм саранчовых. // Зоол. журн. – 1968б. –Т.47, вып.2. – С. 238-248;
280. Черняховский М.Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. // Ученые записки Московского пед. ин-та им. В.И. Ленина. –1970. –№394. – С.47-63;
281. Черняховский М.Е. Весовые характеристики жизненных форм саранчовых. // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. – М.: МГПИ им В.И. Ленина. 1986. – С.104-111;
282. Черняховский М.Е. Группировки и распределение жизненных форм саранчовых (Orthoptera, Acridoidea) в меридиональных хребтах таджикской депрессии // Зоол. ж.. 2000. 79, N 9, с. 1061-1066;
283. Черняховский М.Е. Морфо-функциональные особенности жизненных форм саранчовых. // Ученые записки Московского пед. Ин-та им. З.И. Лейка. – 1970. – N334. – С. 47-63;
284. Шаврин А.В. Влияние промышленных загрязнений на лесные сообщества жуков-стафилинид (Coleoptera, Staphilinidae) в Шелховском районе Иркутской области. // Сиб. экол. журн., 2009. Т.16. №.1. С. 55-61;
285. Шарова И.Х. Смена жизненных форм в онтогенезе жужелиц // XIII Intern. Congr. Entomol. Moscow, 1968. Abstracts of papers. 1971. Т. 1 С. 558-559;

286. Шарова И.Х. Экологическая морфология животных. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. – 69с;
287. Шарова И.Х. Жизненные формы почвообитающих насекомых // Пробл. почв. зоол.: Биоразнообразие и жизнь почв. системы: Матер. 2-го (12-го) Всерос. совещ. по почв. Зоол. – М. 1999, с. 171-172.;
288. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Cara2-dae). М.: Наука, 1981. 360 с;
289. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц (иллюстрированный очерк) декабрь, 2005 // <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/Rus/sharova.htm>;
290. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц // Автореф. дис. докт. биол. наук. 1974. С. 1–36;
291. Шарова И.Х. Жизненные формы жужелиц как индикаторы почвенно-растительных условий // Пробл. почв.зоол. Тез. докл. VI Всес. сов. 1978. С. 273-274;
292. Шарова И.Х. Жизненные формы и значение конвергенций и параллелизмов в их классификации // Журн. общей биол. 1973. Т. 34 (4) С. 563-570;
293. Шарова И.Х. Жизненные формы имаго жужелиц // Зоол. журн. 1974. Т. 53 (5) С. 692-709;
294. Шарова И.Х. Жизненные формы личинок жужелиц и их эволюционные взаимоотношения // Эволюционная морфология личинок насекомых. 1976. С. 56-80;
295. Шарова И.Х. Закономерности ландшафтно-зонального распределения жизненных форм жужелиц (Coleoptera, Cara2-dae) в Европейской части СССР // VII Междунар. симп. энтомофаун. Средней Европы, Ленинград, 1977, Тез.докл. С. 92-93;
296. Шарова И.Х. Метод жизненных форм в зоологии // Новые проблемы зоологической науки и их отражение в вузовском преподавании. Тез.докл. научн. конф. зоологов педагогических институтов. 1979. Т. 1 С. 188-189;
297. Шарова И.Х. Метод жизненных форм для решения проблем морфо-экологической эволюции животных // Докл. Моск. общ. испыт. прир. Зоол. и ботан., II полугодие 1976. Изд-во МГУ. С. 5-6;
298. Шарова И.Х. Морфологические типы личинок жужелиц (Cara2-dae) // III сов. Всес. Энтотомол. общ., Тез.докл. 1957. Т. 1 С. 40;
299. Шарова И.Х. Морфо-экологическая характеристика личинок жужелиц, встречающихся на обрабатываемых полях // II Межвуз. научн.-отчетная конф., Тез. докл. 1963. С. 416-417;
300. Шарова И.Х. Морфо-экологические типы личинок жужелиц (Cara2-dae) // Зоол. журн. 1960. Т. 39 (5) С. 691-708;
301. Шарова И.Х. Роль почвы в экологической радиации жизненных форм жужелиц // Пробл. почв.зоол. Тез. докл. IV Всес. сов. Наука. 1972. С. 156;
302. Шарова И.Х. Современное состояние и перспективные направления в развитии учения о жизненных формах в зоологии // Экология жизненных форм почвенных и наземных членистоногих. – М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С.3-10;
303. Шарова И.Х. Соотношение классификации жизненных форм имаго и личинок жужелиц // Матер. научн. сов. зоологов педагог. институтов. 1973. С. 163-165;
304. Шарова И.Х. Эволюция жизненных форм имаго жужелиц (Coleoptera, Cara2-dae) // Зоол. журн. 1975. Т. 54 (1) С. 49-67;
305. Шарова И.Х., Макаров К.В. Соотношение таксономической системы и системы жизненных форм личинок жужелиц (Coleoptera, Cara2-dae). // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. Вып. 4: материалы Международной научно-практической конференции / Ставропольский государственный аграрный университет. – Ставрополь: АГРУС, 2008. – С. 53-56;
306. Шарова И.Х., Макаров К.В. Жизненные формы и адаптивная радиация личинок жужелиц (Coleoptera: Cara2-dae) мировой фауны. // Russian Entomol. J, 2012/ 21(3): 229-256;

307. Шарова И.Х., Потоцкая В.А. Паралелизм и конвергенция у личинок *Cara2-dae* и *Staphilinidae* (Coleoptera). // Журн. общей биол. – 1972. – Т.33. вып. 2. – С.187-194;
308. Шарова И.Х., Свешников В.А. Проблемы экологической морфологии. – М.: Знание, 1988. – 64с;
309. Шарова И.Х., Свешников В.А. Экологическая морфология. // Новое в жизни науки и техники. Сер. Биология №1 – М.: Знание, 1988. – 64с;
310. Шарова С.В. О фауне и стаиальном распределении кокцинеллид (Coleoptera, Coccinellidae) Тувы // Зоол. ж. – 1962. – Т.41. вып. 8. – С. 1175-1183;
311. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общей биол. 1990. **51**, 1: 72-88;
312. Шварц С.О. Экологические закономерности эволюции. – М.: 1980.1-277;
313. Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. М.: Сов.наука. 1947. 540 с;
314. Юсупов З.М. К изученности фауны муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (центральный Кавказ) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2010 Т. 12, №1(5) С.1464-1466;
315. Якобсон Г.Г. Жуки России и Западной Европы // СПб. – 1905-1915;
316. Яхонтов В.В. Экология насекомых. – М.: Высшая школа, 1964. – 459 с;
317. Anderson J. Temperature response and heat tolerance of riparian Bem2-diini species (Coieoptera; Cara2-dae). // Entomol. Gen. – 1986. – 12, N1. – P. 57-70;
318. Bennet L.E, Lee R.E. Effects of warm acclimation on diapausing adalts of the lady beetle (*Hippodamia convergens*). // CRYO-Lett. – 1988. – 9, N6. – P. 428;
319. Ceusters R. Smulation du nig nature des fourmis par des nids artificiels places sur un gradient de temperature. // Act.colloq. insects soc. C.r. colloq. annu., Waison la Romaine. 12-14 sept., 1985. –P. 235-241;
320. Coddere D., Tourher J.C. Vertical distribution of aphids and aphidiphagous insects on maiz. // Ecol Aphidophaga. Vol. 2: Proc symp., Zvikovske Podhradi, Sept. 2-8, 1984. – Praha, 1986. – P.291-296;
321. Brodsky A.K. The Evolution of Insect Flight. Oxford: Oxford Univ. Press, 1994. 229 p;
322. Deal J. The temperature preferendum of certain insects //J. Anim. Ecol. – 1941. – Vol.10, N2. – P. 323-366;
323. Elton C. S. Animal Ecology. – London: Sedgwick and Jackson, 1927;
324. Cloudsley-Tompson J.L. On the function of the subelital cavity in desert Tenibrionidae. // .Mon. Mag.– 1964. –Vol. 103. –P. 217-220;
325. Ferran A., Ipert G., Kreiter S., et all. Preliminary results of a study of the potential of some aphidophagous coccinellids for use in 2-ological control. // Ecol. Aphidophaga. Vol.2: Proc. Symp., Zvikovske Podhradi, Sept. 2-8, 1984. Praha, 1986. – P.479-484;
326. Gatersleben Uber die mittel meerpulationen von *Epilachna chrysomelina* F. // 7. Wandersammlung Deutscher Entomologen – Berlin, 1955. – С.134-147;
327. Haeckel E. Generelle Morpologie der Organismen. Bd.1,2. B.: G. Reimer. P. XXXII 574, CLX 468, 1866;
328. Haeckel E. Kunstformen der Natur, 1900;
329. Hattingh V. Foraging of three predatory *Chilocorus* spp. (Coleoptera, Coccinellidae). // Proc.7th Entomol. Congr., Pictermaritzburg, 10-13 July, 1989. – Pretoria, 1989. –P.64;
330. Henson W.R. Temperature gradient apparatus for smal insects. // Canad. Entomol. – 1958. – Vol.90, N1. – P. 54-59;
331. Hodek I. Experimental influencing of the imaginal diapause in *Coccinella septeipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). // Cascp. Ceskosl.spolec. entomol. – 1962. – 59, N4. –P. 297-313;
332. Hodek I. Fod ecolodgy of aphidophagous Coccinellidae. // Ecolodgy of Aphidophagos Insects. – Praha, 1966. – P. 23-30;
333. Hodek I. 2-ology of Coccinellidae. – Praque, 1973. – 260 p;

- 334.Hodek I. Food ecology of aphidophagous Coccinellidae. // Ecology of phidophagous Insects. – Praha. 1966. – P. 23-30;
- 335.Iablakoff-Khnzorian S.M. Les coccinelles Coleopteres-Coccinellidae. Tribu Coccinellini des regions Palearctique et Orientale. – Paris, 1982 – 565 p;
- 336.Iperti G. Insetti utili: i coccinellidi. // Inf. fitopatol. –1987. – 37, N2. – P.21-27;
- 337.Iperti G., Prudent P. Effect of substrate properties on the choice of oviposition sites by *Adalia 2-punctata*. // Ecol. Aphidophaga. Vol. 2: Proc symp., Zvikovske Podhradi, Sept. 2-8, 1984. – Praha, 1986. – P. 143-149;
- 338.Iperti G., Quilici S. Some factors influencing the selection of oviposition site by *Propylaea 14-punctata*. // Ecol Aphidophaga. Vol. 2: Proc symp., Zvikovske Podhradi, Sept. 2-8, 1984. – Praha, 1986. – P.137-142;
- 339.Kreiner J. Some remarks on Herter's termopreferendum apparatus. // Acta 2-ol. expti. – 1958. – Vol.18. – P. 29-37;
- 340.Marcandier S., Khachatourian G.G. // Can. Entomol. –1987. – 119, N10. – P. 839-900;
- 341.Mike Picker, Jonathan F. Colville, Malcolm Burrows. A cockroach that jumps// 2-ology Letters, 2012, 8, p.390-392/
- 342.Mercl O. Taxonomia es faunistikai vizsgalatok a Karpat-Medence katicabogar (Coleoptera: Coccinellidae) faunajan. // Doctor értekezés. – Budapest, 1982. – P.1-144;
- 343.Mercl O. Coccinellidae of the Kiskunsag National Parc (Coleoptera). // Fauna Kiskunsag Nat. Park. Vol. 2. – Budapest. 1987. – P. 196-203;
- 344.Nielsen E.T., Nielsen H.T. scia monucte L // Ecology. – 1959. – 40, N2. – P. 181-185;
- 345.Pekin V.P. Method of intracavities air volumes measurement in coccinellid body// Fourth European Congress of Entomology. XIII International Symposium for the Entomofaunistik Mitteleuropas. Godolo: Hungarian Natural History Museum, 1991, – Abstract volume. – P.170;
- 346.Robert Wood, 2013 <http://Micro.Seas.Harvard.edu; RoboticInsectPhoto03;>
347. Sasaji H. Fauna Japonica Coccinellidae (Insecta: Coleoptera). – Tokyo, 1971. – 340 p;
- 348.Turchin P. The role of aggregation in the response of Mexican bean beetles to host-plant density. // Oecologia. – 1987. – 71, N4. – P. 577-582;
- 349.Warming E. Om planterigests livsformer. – Kjobenhavn: Festskr. Udg.Univ. Kjobenhavn, 1908 –86 s;
- 350.Florian Muijres <http://yandex.ru/video/#!/video/search;>
- 351.Florian Muijres. Flies steer like mini-helicopters to avoid attackers 2014 [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://www.newscientist.com/article/dn25396-flies-steer-like-mini-helicopters-to-avoid-attackers/?utm_medium=SOC&utm_source=NSNS&utm_campaign=youtuberobofly (дата обращения: 05.12.2016);
- 352.Медведев А.А. Щелкуны (Elateridae) 2002 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.zin.ru/ANIMALIA/COLEOPTERA/RUS/incoel.htm> (дата обращения: 05.12.2016);
353. Фото жук-щелкун [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://blic344.ucoz.ru/photo/1> (дата обращения: 05.12.2016);
354. Фото гусеница [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www7.inra.fr/hyppz/IMAGES/7032162.jpg> (дата обращения: 05.12.2016)/.

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Редукционистский и системный подход в биологии (природа биоморфо-таксономического несоответствия)	9
1.1. Краткий обзор развития понятия жизненной формы в энтомологии	13
1.2. Структурно-функциональный статус жизненной формы	34
1.3. От биоценоза к организму	40
1.3.1. Система генетических отношений, популяция и экологическая ниша ...	41
1.3.2. Система фенотипических отношений, жизненная форма и экологическая группа.....	46
1.3.3. Соотношение филогенетической системы и системы жизненных форм	49
Заключение к первой главе.....	55
Глава 2. Пространственный подход к построению системы жизненных форм (на примере опыта построения системы жизненных форм кокциnellид (<i>Coleoptera, Coccinellidae</i>))	57
2.1. Кокциnellиды (<i>Coleoptera, Coccinellidae</i>) как модельный объект.....	58
2.1.1. Состояние эколго-фаунистических исследований кокциnellид Урала и Западной Сибири	61
2.1.2. Методика работы и материал по изучению гидротермической валентности кокциnellид в природе.....	64
2.1.3. Зональное и биотопическое распределение кокциnellид	66
2.2. Топоэкологические группы кокциnellид.....	77
2.3. Распределение кокциnellид в природных градиентах среды.....	78
2.3.1. Особенности размещения кокциnellид на катене	78
2.3.2. Сезонные и широтно-зональные изменения топического распределения кокциnellид на катене.....	81
2.4. Равномерность биотопического распределения кокциnellид как показатель их эврибионтности	84
2.5. Гидротермическая валентность кокциnellид	87
2.5.1. Термопреферентные реакции кокциnellид	88
2.5.1.2. Видовая стабильность термопреферентного поведения кокциnellид.	90
2.5.1.3. Сезонные изменения термопреферентного поведения имаго кокциnellид	91
2.5.1.4. Термопреферентное поведение личинок	96
2.5.2. Гигропреферентные реакции кокциnellид	101

2.5.2.2. Сезонные изменения гигропреферентного поведения имаго кокцинеллид.....	103
2.5.2.3. Гигропреферентное поведение личинок.....	106
2.5.3. Морфофизиологические адаптации кокцинеллид (<i>Coleoptera, Coccinellidae</i>) к аридным условиям.....	109
2.5.3.1. Устойчивость кокцинеллид к высушиванию	110
2.5.3.2. Измерения внутриполостных газовых объемов в теле кокцинеллид (<i>Coleoptera, Coccinellidae</i>).....	117
2. 6. Габитуальное разнообразие кокцинеллид (<i>Coleoptera, Coccinellidae</i>) Южного Урала и юга Западной Сибири	123
2.6.1. Методика изучения габитуального разнообразия коровок.....	123
2.6.2. Система габитусов коровок.....	124
2.7. Система жизненных форм или экологических групп кокцинеллид.....	127
2.7.1 Обоснование иерархии экологических групп кокцинеллид.....	128
2.7.2. Экологическое обоснование иерархической системы жизненных форм кокцинеллид.....	130
2.7.2.1. Сопряженность габитуального разнообразия кокцинеллид с основными направлениями трофической специализации в семействе	131
2.7.2.2. Отражение иерархической системой жизненных форм гидротермических параметров кокцинеллид в различных группах жизненных форм.....	135
2.7.2.3. Особенности биотопического распределения и общий уровень экологической пластичности в различных группах жизненных форм кокцинеллид.....	136
2.8. Онтологический статус жизненной формы.....	139
2.8.1. Соотношение понятия жизненная форма с понятиями организм, индивид, стадия онтогенеза и фаза развития.....	141
2.8.2. Организм как субстратная основа жизненной формы, популяции и сообщества	143
2.8.3. Пространственная сущность жизненной формы	145
Заключение ко второй главе	146
Глава 3. Функциональный подход к построению системы жизненных форм	148
3.1. Жизненная форма как элемент экологической системы.....	149
3.2 Целепологание биогеоценоза.....	156
3.3. Динамическая форма и концепция динамической морфометрии.....	164
3.3.1. Суть геометрического подхода к описанию формы организмов и пределы применимости данного подхода	165

3.4. Динамический подход к морфометрии и круг проблем, им решаемых ...	167
3.5 Динамическая форма, динамическая симметрия и асимметрия	170
3.5. Динамическая асимметрия, движение и динамическое сопротивление ..	171
3.6. Визуализация динамической формы	172
3.7. Взаимодействие геометрических и динамических форм насекомого как фактор, определяющий мофофункциональную дифференциацию его тела и локомоторные возможности.....	181
3.8. Движение.....	191
3.8.1 Динамические типы форм насекомых.....	192
3.8.2. Как движется организм.....	198
3.8.3 Цикл движения меняющейся формы	200
3.8.4. Движение организма с использованием одного центра опоры	206
3.8.4. Движение организма с использованием двух центров опор	211
3.8.5. Движение организма с использованием трех центров опор	214
3.8.6. Педальная локомоция насекомых.....	219
3.8.6.1. Педальная локомоция на четырех опорах	219
3.8.6.2. Движение насекомого на пяти опорах	225
3.8.6.3. Движение насекомого на шести опорах.....	230
3.9. Общие свойства локомоторной волны.....	239
3.10. Прыжок беспозвоночного с жестким экзоскелетом	242
3.10.1. Фаза предпрыжковой подготовки.....	244
3.10.2. Фаза отталкивания.....	248
3.10.3. Фаза полета	266
3.11.1. Основные подходы к изучению полета насекомых.....	270
3.11.2. Ограничения, накладываемые жестким экзоскелетом насекомого на конструкцию колебательной системы.....	276
3.11. 3. Связь скорости полета и частоты работы крыльев.....	286
3.11.4. Длина локомоторной волны	287
3.11.5. Интерференция локомоторных волн и скорость полета насекомых ...	290
3.12. Обобщение законов движения и принципы организации форм насекомых	297
3.13. Эталон формы	308
3.14. Принципы динамической симметрии как основа для функционального подхода построения системы жизненных форм кокциnellид (<i>Coleoptera</i> , <i>Coccinellidae</i>).....	311

3.14.1. Соотношение моментов инерции тела коровки как параметр динамической системы кокцинеллид.....	313
3.14.2. Экологическое обоснование параметрической системы жизненных форм имаго кокцинеллид.....	315
3.14.3. Отражение периодической системой трофических связей кокцинеллид	323
3.14.4. Отражение периодической системой гидротермических адаптаций кокцинеллид.....	324
3.14.5. Отражение периодической системой биотопических и стациальных связей кокцинеллид.....	325
3.14.6. Отражение периодической системой габитуального разнообразия кокцинеллид.....	327
Заключение к третьей главе	328
Глава 4. Динамическая симметрия в сообществах беспозвоночных.....	332
4.1. Динамическая структура сообществ хортобионтных беспозвоночных ...	335
4.2. Изменение симметрии динамического спектра сообществ хортобионтных беспозвоночных.....	339
Заключение к четвертой главе	347
Вместо заключения	350
Литература	354

Научное издание

ПЕКИН Валерий Петрович

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА, СИММЕТРИЯ И ГРАВИТАЦИЯ

Редактор и дизайн обложки – М.В. Лунина;

ISBN 978-5-904593-94-0

Подписано в печать 19.02.2018
Формат 60х80 1/16. Усл. печ. л. 23,3. Тираж 52 экз. Заказ 599
Отпечатано в типографии «Сити-Принт», ИП Мякотин И.В.
454080, г. Челябинск, ул. Энгельса, 61А